

Amanda Firmino Cerveira

**PADRÕES DE UTILIZAÇÃO DE RECURSO E COEXISTÊNCIA  
EM ASSOCIAÇÕES DE POLIQUETAS EM FUNDOS MOLES  
PRÓXIMO À ILHAS COSTEIRAS**

Dissertação submetida ao Programa de  
Ecologia da Universidade Federal de  
Santa Catarina para a obtenção do  
Grau de Mestre em Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Paulo Roberto  
Pagliosa Alves

Florianópolis  
2017

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,  
através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Universitária da UFSC.

Cerveira, Amanda Firmino

PADRÕES DE UTILIZAÇÃO DE RECURSO E COEXISTÊNCIA  
EM ASSOCIAÇÕES DE POLIQUETAS EM FUNDOS MOLES PRÓXIMO À  
ILHAS COSTEIRAS / Amanda Firmino Cerveira ;  
orientador, Dr. Paulo Roberto Pagliosa Alves  
Pagliosa , 2017.  
72 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de  
Santa Catarina, Centro de Ciências Biológicas,  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Florianópolis,  
2017.

Inclui referências.

1. Ecologia. 2. 1. INTRODUÇÃO , 3. 2. MATERIAIS E  
MÉTODOS; 2.1-Área de estudo; 2.2-Delineamento  
amostral e processamento das amostras; 2.3-Espaço de  
nicho (gradiente de porosidade); 2.4-Modelos de  
distribuição de densidade. 4. 3. RESULTADOS , 5. 4.  
DISCUSSÃO; REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS , I. Pagliosa  
, Dr. Paulo Roberto Pagliosa Alves. II.  
Universidade Federal de Santa Catarina. Programa de  
Pós-Graduação em Ecologia. III. Título.

**"Padrões de utilização de recurso e coexistência em associações de poliquetas  
em fundos moles próximo à ilhas costeiras"**

Por

**Amanda Firmino Cerveira**


Dissertação julgada e aprovada em sua forma final pelos membros titulares da  
Banca Examinadora (004/PPGECO/2017) do Programa de Pós-Graduação em  
Ecologia - UFSC.




Prof(a). Dr(a). Nivaldo Peroni

Coordenador(a) do Programa de Pós-Graduação em Ecologia

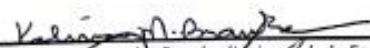
Banca examinadora:




Dr(a) Paulo Roberto Pagliosa Alves (Universidade Federal de Santa Catarina)  
Orientador(a)



Dr(a) Leonardo Sandrini Neto (Universidade Federal do Paraná)  
Por videoconferência



Dr(a) Kalina Manabe Brauko (Universidade Federal de Santa Catarina)



Dr(a) Thiago Cesar Lima Silveira (Universidade Federal de Santa Catarina)

Florianópolis, 07 de abril de 2017.



Dedico esse trabalho à minha família,  
que sempre me apoiou em minhas decisões,  
e a todos os colegas de laboratório,  
entre professores e funcionários.



## AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço a minha família que sempre empreendeu esforços para propiciar educação e instrução de qualidade a mim e minha irmã. Aos meus pais e nani, que aceitaram minhas escolhas e as apoiaram. Aos meus primos, tios, avós e demais familiares que, mesmos distantes, se fizeram presentes. Ao meu companheiro, Cristiano, sempre presente e incentivando minha evolução pessoal e profissional.

Agradeço imensamente ao meu orientador e professor Paulo Pagliosa, pelo apoio, paciência, dedicação ao trabalho e pelas oportunidades propiciadas. Aos demais professores que fizeram parte dessa caminhada durante os dois anos do Mestrado. Aos meus companheiros e amigos do laboratório que vivenciaram e compartilharam muitos os momentos durante esses anos.

Ao Núcleo de Estudos do Mar, por todo apoio estrutural e profissional, e pela amizade e convivência diária. Em especial, aos colaboradores diretos deste trabalho, Sebastião Dutra, pelas análises de sedimento, e Kalina Brauko, pela ajuda e treinamento na identificação das espécies de poliquetas.

Parte dos dados e imagens apresentados neste trabalho foram obtidos no âmbito do Projeto MAArE. A realização do projeto MAArE é uma condicionante indicada pelo ICMBio no âmbito do processo de licenciamento ambiental do IBAMA. Agradeço principalmente à coordenação do projeto Bárbara Segal, Andrea Freire e Marcio Soldateli. Aos colegas que me auxiliaram em campo e processamento de dados, Caroline Voser, Ricardo Freitas e Ricardo Scherer.

Aos Professores Leonardo Sandrini, Kalina Brauko, Thiago Silveira e Paulo Horta, por aceitar avaliar esse trabalho e contribuir para sua melhoria.

Agradeço à Capes pela bolsa concedida e ao programa de Pós-graduação em Ecologia. Aos meus amigos queridos e parceiros do mestrado, principalmente à Isa, Gabi e Marcos por fazerem desses anos mais alegres e coloridos. Às pessoas queridas que compartilharam comigo, cada uma à sua maneira, a trajetória até aqui.

A todos aqui citados, e aos que me esqueci, minha sincera gratidão! ♥





*“O maior inimigo do conhecimento  
não é a ignorância, mas a ilusão do conhecimento.”*  
**STEPHEN HOWKINS**



## RESUMO

A teoria ecológica clássica sugere que a coexistência de espécies é fomentada pelas diferenças no uso de recursos. O mosaico de estruturas sedimentares presente em fundos marinhos estabelece as condições ambientais que constituem o nicho prioritário dos organismos bênticos. A fim de acessar as relações animal-sedimento e a partilha de recursos foram construídos modelos de distribuição de densidades das espécies de poliqueta ao longo do gradiente de espaço de nicho, definido pelo espaço vago na matriz sedimentar. A distribuição de cada par de espécies pertencente às associações de errantes e sedentários, agrupamentos que levam em consideração atributos evolutivos (filogenéticos) e ecológicos (morfologia e modo vida), foram avaliadas pela sobreposição de nicho, dissimilaridade beta e seus componentes aninhados e únicos, além da redundância funcional, e também avaliados por modelos nulos. Os testes por modelos nulos demonstraram a não aleatoriedade na distribuição das abundâncias com relação a sobreposição de nicho, dissimilaridade beta e seus componentes exclusivos e aninhados, tanto entre associações como entre espécies dentro de cada associação. Os resultados revelaram uma alta sobreposição de nicho e baixa dissimilaridade beta entre associações, demonstrando o alto grau de compartilhamento de recursos entre a associação de poliquetas errantes e sedentários. Coexistência essa possível devido às estratégias diferenciadas em relação a forma de uso da matriz sedimentar por cada associação, decorrente dos distintos modos de vida e história evolutiva de cada associação. Por outro lado, as espécies com semelhante modo de vida mostraram uma especialização e diferenciação de nicho, através de variações no desempenho das espécies, ao longo do gradiente de nicho. Esse resultado demonstra a complementaridade de nicho existente, capaz de evitar a exclusão competitiva e auxiliar na diversidade de espécies. Este trabalho buscou explorar as relações animal-sedimento, alicerce para compreender o funcionamento dos organismos bênticos, empregando teorias ecológicas clássicas e trabalhos clássicos de organismos bentônicos.

**Palavras-chave:** coexistência; complementaridade de nicho; espaço de nicho; gradiente ambiental; modo de vida; poliquetas; densidade de probabilidade.



## ABSTRACT

Classical ecological theory suggests that the coexistence of species is fostered by differences in the use of resources. The mosaic of sedimentary structures present in seabed establishes the environmental conditions that constitute the priority niche of benthic organisms. To access animal-sediment relations and the sharing of resources density distribution models were built of species of polychaete over a niche space gradient, defined by the vacant space in a sedimentary matrix. The distribution of each pair of species belonging to the Errantia and Sedentaria assemblage, groups that consider evolving attributes (phylogenetic) and ecology (morphology and way of life), were evaluated by niche overlap as well as beta dissimilarity and its nested and unique components, in addition to functional redundancy, and also all parameters were evaluated by null models. Testing for null models demonstrated - both among the assemblage between species and within each assemblage - the non-randomness in distribution of abundances with respect to niche overlap and in beta dissimilarity and its nested and unique components. The results showed a high niche overlap and low beta dissimilarity between assemblages, demonstrating the high degree of resource sharing between the assemblage of polychaetes Errantia and Sedentaria. This coexistence is possible due to differentiated strategies about how to use the sedimentary matrix for each assemblage, as well as due to the different way of life and evolutionary history of each assemblage. On the other hand, the species with similar ways of life displayed specialization and niche differentiation, through variations in the performance of the species along the gradient of niche. This result demonstrates that niche complementarity exists and is able to avoid competitive exclusion and to assist in species diversity. Using classical ecological theories and classical papers on benthic organisms, this study sought to analyze the animal-sediment relationship to understand the foundation that underlies the functioning of benthic organisms.

**Keywords:** coexistence; environmental gradient; niche complementarity; niche space; way of life; polychaete; probability density.



## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localização geográfica da área de estudo.....	31
Figura 2. Fotos da coleta e processamento de amostras (a) coleta do material por meio de mergulho autônomo; (b)-(c) emersão de amostras pelo <i>lift bag</i> ; (d) identificação das amostras de fauna e sedimento; (e) fixação das amostras de fauna em formol 4%; (f) elutriação das amostras de fauna; (g) identificação e acondicionamento do material elutriado; (h) separação dos nódulos de rodolitos; (i) quebra cuidadosa dos nódulos de rodolito para retirada da fauna; (j) identificação de espécies de poliquetas em lupa e microscópio.....	34
Figura 3. Reconstrução da árvore filogenética de Annelida. Análise de inferência Bayesiana destacando as associações de poliquetas sedentários (em azul) e a associação de poliquetas errantes (em verde). A seta nominada “Clade 1” indica o ancestral em comum para as duas associações (adaptado de STRUCK ET AL. 2011a).....	35
Figura 4. Representação esquemática de um poliqueta errante (A) e sedentário (B) com suas principais características distintivas (adaptado de STRUCK ET AL. 2011a).....	36
Figura 5. Esquema representativo do delineamento amostral, construção do espaço de nicho (gradiente de porosidade) e modelos de distribuição de densidade. ....	39
Figura 6. Representação da decomposição da dissimilaridade beta ( $\beta_o$ ) em seus componentes complementares, aninhados (N) e únicos (U). Cada curva representa a função de densidade de probabilidade de uma espécie, ou associação, no espaço de nicho. A sobreposição de nicho (NO) corresponde ao volume em comum entre as duas funções de densidade de kernel ( $f_{it}$ e $f_{jt}$ ). (adaptado de CARMONA ET AL. 2016).....	41
Figura 7. Funções de densidade de probabilidade das associações de poliquetas errantes e sedentários ao longo do espaço de nicho (gradiente de porosidade do sedimento) .....	45

Figura 8. Funções de densidade de probabilidade das espécies, dentro das associações de poliquetas errantes e sedentários, ao longo do gradiente de porosidade do sedimento.....45

Figura 9. Funções de densidade de probabilidade das associações de poliquetas errantes e sedentários ao longo do gradiente de porosidade do sedimento nas três comunidades de estudo.....47

Figura 10. Funções de densidade de probabilidade com as distribuições das espécies errantes e sedentárias ao longo do gradiente de estudo, riqueza de espécies e redundância funcional em cada comunidade de estudo (S = riqueza de espécies; FRed = redundância funcional) .....48



## LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Resultados das análises de sobreposição de nicho (NO), dissimilaridade beta ( $\beta_o$ ), componentes da dissimilaridade beta (N e U) e modelos nulos referentes a cada análise entre as associações, errantes e sedentários, e entre espécies dentro de cada associação.....44

Tabela 2. Valores de redundância funcional para as associações de poliquetas errantes e sedentários ao longo do gradiente de porosidade (%) para o modelo geral e para as comunidades (Ilhas) .....46



## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO .....</b>	<b>27</b>
<b>2</b>	<b>MATERIAIS E MÉTODOS.....</b>	<b>31</b>
2.1	Área de estudo.....	31
2.2	Delineamento amostral e processamento das amostras.....	32
2.3	Espaço de nicho (gradiente de porosidade).....	36
2.4	Modelos de distribuição de densidade .....	38
<b>3</b>	<b>RESULTADOS.....</b>	<b>43</b>
<b>4</b>	<b>DISCUSSÃO.....</b>	<b>49</b>
	<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRAFICAS .....</b>	<b>53</b>
	<b>ANEXO A – Densidades das espécies de poliquetas, em cada associação, em cada ilha e total (ind. 0,018 m<sup>2</sup>, n<sub>ilha</sub>=27, n<sub>total</sub>=81).....</b>	<b>61</b>
	<b>ANEXO B – Modelos de distribuição de densidade de probabilidade de espécies aceitas para análises.....</b>	<b>67</b>
	<b>ANEXO C – Modelos de distribuição de densidade de probabilidade de espécies consideradas inadequadas e retiradas das análises.....</b>	<b>76</b>



## 1 INTRODUÇÃO

A teoria ecológica tradicional historicamente não reconhece a coexistência entre duas ou mais espécies que usam um mesmo recurso limitante, em um mesmo ambiente e ao mesmo tempo (VOLTERRA 1926, GAUSE 1934). As diferenças de aptidão (*fitness*) seriam o fator chave para ocorrer a coexistência, traduzidas e compensadas por diferenças ecológicas ou de nicho (CHESSON 1991, ADLER ET AL. 2007). O nicho ocupado por uma espécie deve diferir de outra a ponto de a competição intra-específica ser maior que a competição interespecífica (CHESSON & WARNER 1981, CONNELL 1983, AIKEN, & NAVARRETE 2014). Por outro lado, a competição pode ser entendida por meio da variabilidade entre indivíduos ou entre conjuntos de indivíduos (associações) que compartilham atributos funcionais em comum (MOUILLOT ET AL. 2005, MCGILL ET AL. 2006; GEANGE ET AL. 2011, CARMONA ET AL. 2016). Os atributos funcionais (*i.e.*, morfológico, fisiológico, fenológico ou comportamental) influenciam múltiplos aspectos do desempenho (*performance*), que afeta a aptidão dos organismos (ARNOLD 1983). Desta forma, a partilha de recursos, entendida como sobreposição de nicho, pode ser avaliada por meio da sobreposição de atributos funcionais no espaço de nicho compartilhado por indivíduos ou conjunto de indivíduos.

O conceito de nicho como hipervolume multidimensional pressupõe que os indivíduos estão presentes ao longo e entre os limites do hipervolume, mas que seu desempenho não é uniformemente distribuído (HUTCHINSON 1957; MASON ET AL. 2011). Existe uma região ótima do espaço de nicho onde indivíduos e espécies demonstram melhor desempenho e condições marcadamente subótimas, geralmente próximas aos limites de sua distribuição (MASON ET AL. 2008B). No entanto, nem todas (ou mesmo a maioria) as diferenças nos atributos funcionais promoverão a coexistência. Assim, diferenças nas distribuições das abundâncias permitem a coexistência de competidores no espaço de nicho funcional, uma vez que cada um pode ter condições ótimas discretas ou limitações específicas (TILMAN 1982, MASON ET AL. 2008B).

A despeito das preferências e limitações individuais ou de grupos de indivíduos, os recursos e suas características também variam (CHESSON 2000, AMARASEKARE 2003). Um único recurso pode ser dividido em diferentes componentes limitantes e assim permitir a coexistência de mais de uma espécie de consumidor (BRIGGS ET AL. 1993, TILMAN 1993). Nesse contexto, o mosaico de estruturas

sedimentares presente em fundos marinhos estabelece as condições ambientais que constituem o nicho prioritário dos organismos bênticos.

A relação animal-sedimento foi intensamente investigada desde o século passado (THORSON 1955, GRAY 1981, MCCALL & TEVESZ 1982, REISE 1985, SNELGROVE & BUTMAN 1994, ANDERSON 2008, HEWITT ET AL. 2008) e o substrato consistentemente indicado como o principal fator que interfere na presença e na distribuição das abundâncias das espécies, atuando como um filtro ambiental. A relação é tão intensa que muitos dos atributos funcionais de organismos bênticos são historicamente estabelecidos por meio de características relacionadas a motilidade na matriz sedimentar, mecanismos envolvidos na procura, identificação e apreensão de partículas, além do espaço (área ou volume) necessário para viver (FAUCHALD & JUMARS 1979, HUGHES 1986).

Anelídeos poliquetas estão entre os organismos bênticos mais diversificados e abundantes em ambientes marinhos sedimentares e tem recentemente emergido como organismo modelo em várias disciplinas (SHAIN 2009). A evolução do seu plano corporal tomou um arranjo que atualmente espelha distintos modos de vida, ou de exploração de recursos, sendo diferenciados em poliquetas errantes e poliquetas sedentários (FAUVEL, 1923; FAUVEL, 1927; DE QUATREFAGES, 1866; STRUCK ET AL. 2011). Poliquetas errantes em geral possuem lóbulos parapodiais proeminentes dotados de cerdas flexíveis que fornecem a força de condução para a escavação na matriz sedimentar e locomoção dentro de galerias (DORGAN ET AL. 2015). Além disso, os errantes possuem estruturas sensoriais para percepção do meio ambiente e uma musculatura longitudinal bem desenvolvida que confere vantagem à movimentos rápidos baseados na ondulação, caracterizando-os como vermes de movimentos livres e ativos (STRUCK ET AL. 2011). Os poliquetas sedentários, por sua vez, possuem parapódios reduzidos, dotados de cerdas rígidas, ganchos (uncini) e movimentos essencialmente peristálticos realizados por músculos circulares. São classificados como vermes sésseis, que vivem ancorados em tubos elaborados, e vermes de baixa mobilidade, que constroem tubos simples revestido por muco (DORGAN ET AL. 2008, STRUCK ET AL. 2011).

O presente estudo parte da observação de associações de poliquetas com história evolutiva e modo de vida distintos a fim de acessar as relações animal-sedimento e a partilha de recursos. O objetivo principal é compreender se as diferentes espécies ou associações de poliquetas diferem em relação aos seus padrões de distribuição de abundâncias por meio da partilha de recursos ao longo do gradiente de

espaço de nicho. O espaço de nicho aqui corresponde ao espaço vago na matriz sedimentar em fundos próximos a ilhas costeiras. Pressupõe-se que estes organismos estejam presentes por todo o gradiente de espaço de nicho já que possuem características adaptáveis a esse ambiente, resultado da filtragem ambiental. Dessa forma, as duas associações com modo de vida distintos devem diferir em relação à suas estratégias de utilização do recurso possibilitando a coexistência no mesmo espaço de nicho. Por outro lado, as espécies dentro de cada associação, ao exibirem modos de vida e estratégias de uso do recurso semelhantes, devem apresentar diferenciação na distribuição de suas abundancias em relação ao gradiente de espaço de nicho.





## 2 MATERIAIS E MÉTODOS

### 2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado nas proximidades de três ilhas costeiras no sul do Brasil: Ilha do Arvoredo ( $27^{\circ}16'62,6''\text{S}$  -  $48^{\circ}22'48,1''\text{O}$ ), Ilha Deserta ( $27^{\circ}16'23,9''\text{S}$  -  $48^{\circ}19'89,3''\text{O}$ ) e Ilha das Galés ( $27^{\circ}10'66,4''\text{S}$  -  $48^{\circ}24'40,1''\text{O}$ ). Essas ilhas compõem a Reserva Biológica Marinha do Arvoredo - REBIO Arvoredo - localizada a aproximadamente 10 km ao Norte da Ilha de Santa Catarina (Figura 1). Essa região caracteriza-se pela presença, durante o verão, das Águas Centrais do Atlântico Sul (ACAS) trazendo baixas temperaturas ( $< 20^{\circ}\text{C}$ ) e elevados teores de nutrientes (SOUZA & ROBINSON 2004). Esse evento fertiliza a região costeira e tem sido associado à elevação local da produtividade e biodiversidade marinha (FLOETER ET AL. 2001, GHERARDI 2004, HORTA 2008, CHARRID 2011, CAPEL ET AL. 2012). Particularmente quanto aos anelídeos poliquetas, a região é considerando um *hotspot* de espécies no Atlântico sudoeste, na transição entre a zona tropical e temperada, contendo alto endemismo (LANA 1987; PAGLIOSA ET AL. 2012).

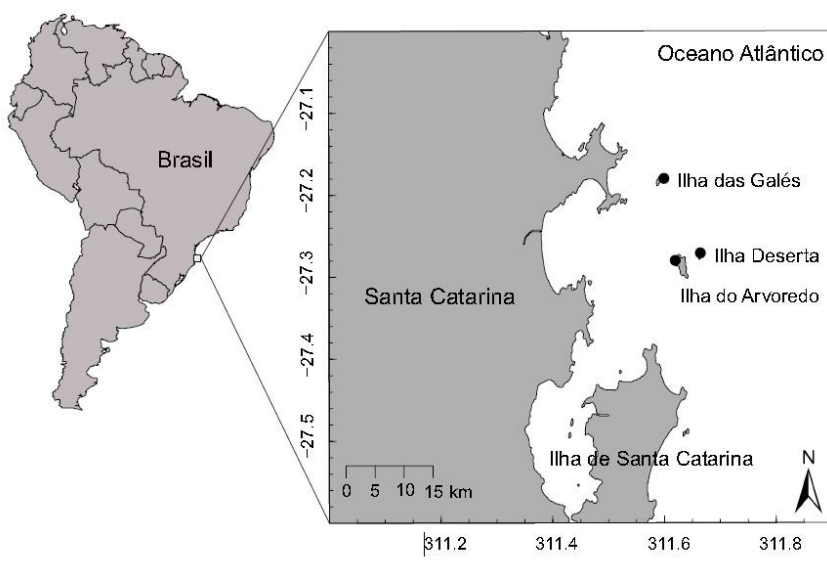


Figura 1. Localização geográfica da área de estudo.

A área encontra-se na Plataforma Continental Sul do Brasil acima da quebra do talude continental e até 50m de profundidade. A topografia apresenta uma linha de costa pouco acidentada, com orientação NE-SO, com batimetrias suaves e isóbatas alinhadas aproximadamente com a atual linha de costa (ZEMBRUSKI 1979)

Os fundos próximos às ilhas estudadas apresentam um mosaico sedimentar constituído predominantemente por areia quartzosa (ROCHA ET AL. 1975). A classificação varia de areia fina à areia muito grossa, composta principalmente por areia argilosa, areia e areia silítica, pobremente selecionadas com assimetria positiva. Baixas frações de silte e argila e áreas com elevada fração de cascalho ( $> 30\%$ ). Há uma baixa porcentagem de matéria orgânica ( $< 9\%$ ) e elevada fração de biodetritos calcários provenientes de rodolitos, resultando em um alto teor de carbonato ( $> 60\%$ ).

Os bancos de rodolitos estão no seu limite sul de distribuição geográfica e são formados principalmente pelas rhodophytas *Lithophyllum margaritae* (Corallinaceae), *L. stictaeformis* (Corallinaceae), *Hydrolithon* sp. (Corallinaceae), *Titanoderma* sp. (Corallinaceae), *Neogoniolithon* sp. (Corallinaceae), *Lithothamnion heteromorphum* (Hapalidiaceae), *L. rugosum* (Hapalidiaceae) e *Mesophyllum erubescens* (Hapalidiaceae) (HORTA ET AL. 2000, 2008). Esses nódulos de algas calcárias, nas áreas estudadas, são predominantemente esféricos, com poucas ramificações e variam de 3 cm à 7 cm de diâmetro.

## 2.2 Delineamento amostral e processamento das amostras

A constituição sedimentar nas áreas estudadas ocorre caracteristicamente em mosaico, ou seja, exibem manchas irregulares de sedimentos, proporcionando diversas categorias de espaços vagos na matriz sedimentar para uso e sobrevivência da fauna benthica. Este espaço vago na matriz sedimentar é representado neste trabalho pelo teor de porosidade do sedimento. O teor de porosidade corresponde ao volume de sedimento que não é ocupado por material sólido (AVNIMELECH ET AL. 2001) e está intimamente relacionado à natureza, dimensões, forma e disposição das partículas do sedimento (NIMMO 2004). Contudo, o reconhecimento em campo deste teor de porosidade é limitado, e foi realizado levando em conta as diferenças nos tamanhos dos grãos dos sedimentos disponíveis nos mosaicos sedimentares.

Dessa forma, próximo a cada uma das ilhas estudadas procurou-se ativamente por três tipos de substratos reconhecíveis quanto as diferenças nos tamanhos dos grãos dos sedimentos, sendo (1) sedimentos com predominância de areia fina-média, (2) sedimentos com predominância de areia grossa e (3) sedimentos com predominância de cascalho-bloco, composto de nódulos de rodólitos e seu sedimento adjacente. Para cada tipo de substrato foram escolhidas três áreas visualmente homogêneas ( $\sim 10 \text{ m}^2$ ) onde foram coletadas aleatoriamente três amostras para fauna e três para caracterização dos sedimentos.

As amostragens foram realizadas por meio de mergulho autônomo (SCUBA) no período de verão (Janeiro e Fevereiro) de 2015 e em profundidades que variaram de 8 a 18 metros. Para a amostragem da fauna de poliquetas foram utilizados *corers* de 15 cm de diâmetro e 10 cm de altura. Uma vez emersas as amostras foram imediatamente fixadas em formol a 4%. Em laboratório, por causa das diferenças granulométricas entre as amostras e a fim de diminuir a abrasão dos grãos de sedimento e dos biodetritos na fauna, as amostras foram elutriadas com a passagem de um fluxo de água contínuo e ascendente pelo sedimento, ressuspensando a fauna e o material mais leve. O material suspenso foi retido em peneira de 0,5 mm. Adicionalmente, em amostras contendo rodólito, cada nódulo foi separado e cuidadosamente quebrado a fim de remover intacta a fauna interior. Os poliquetas foram inicialmente identificados em nível taxonômico específico e contados sob microscopia (Figura 2).

As espécies de poliquetas foram separadas em duas associações: errantes e sedentários (*sensu* STRUCK ET AL. 2011a), dois modos de vida consistentemente diferentes cujas adaptações foram determinantes para o sucesso evolutivo do grupo (Figura 3 e 4; Anexo 1).

Os sedimentos foram amostrados utilizando *corers* de 10 cm de diâmetro e 12 cm de altura e o tratamento do material sedimentar foi conduzido com cuidado para não comprimir as partículas de sedimento ou modificar suas porosidades.

O teor de porosidade ( $\phi$ ) é dado pelo inverso da densidade do sedimento ( $\rho_b$ ) e pela densidade da partícula ( $\rho_p$ ) predominante na amostra (DANIELSON & SUTHERLAND 1986):

$$\phi = (1 - \rho_b / \rho_p) \times 100 \quad (1)$$

Dessa forma, cada amostra foi analisada quanto a densidade dos sedimentos ( $\rho_b$ ) e o teor de carbonato. Primeiramente, os sedimentos foram secos em estufa (Fanem mod.315SE) com temperatura inferior a

60°C. Em seguida, as densidades dos sedimentos foram determinadas a partir da massa seca de cada amostra por seu volume total (BRADY 1984). Os teores de carbonato foram determinados pela porcentagem da diferença de peso após acidificação (HCl a 10%). A densidade da partícula usada no cálculo da porosidade foi a densidade do carbonato de cálcio ( $\rho_p = 2.73$ ; GESTIS 2017), uma vez que esta foi a partícula dominante em todas as amostras (>60%).

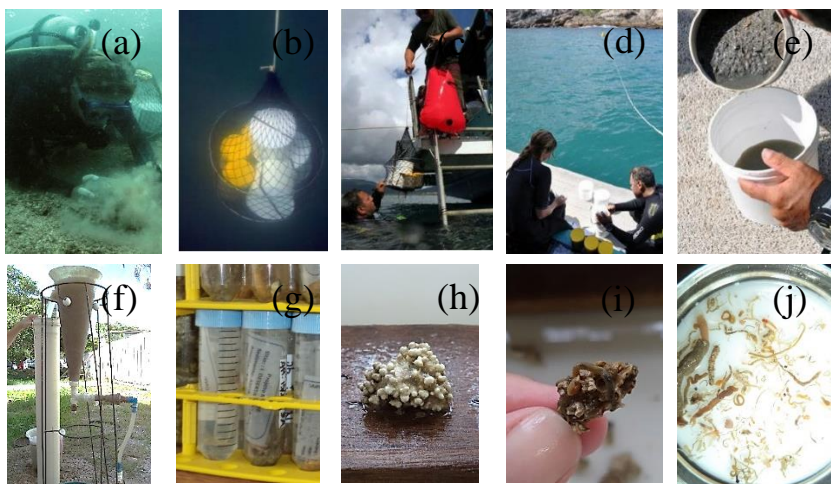


Figura 2. Fotos da coleta e processamento de amostras (a) coleta do material por meio de mergulho autônomo; (b)-(c) emersão de amostras pelo *lift bag*; (d) identificação das amostras de fauna e sedimento; (e) fixação das amostras de fauna em formol 4%; (f) elutriação das amostras de fauna; (g) identificação e acondicionamento do material elutriado; (h) separação dos nódulos de rodolitos; (i) quebra cuidadosa dos nódulos de rodolito para retirada da fauna; (j) identificação de espécies de poliquetas em lupa e microscópio.

(Fotos: Alberto Lindner, Amanda Cerveira, Bruna Gregoletto, Ricardo Freitas)

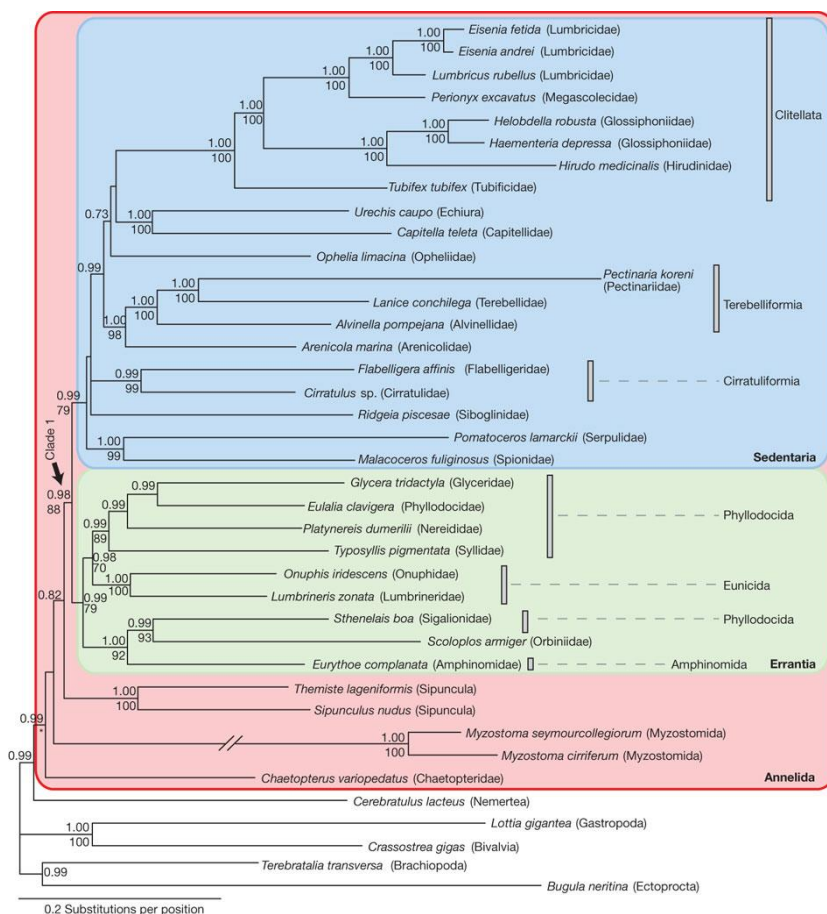


Figura 3. Reconstrução da árvore filogenética de Annelida. Análise de inferência Bayesiana destacando as associações de poliquetas sedentários (em azul) e a associação de poliquetas errantes (em verde). A seta nominada “Clade 1” indica o ancestral em comum para as duas associações (adaptado de STRUCK ET AL. 2011a)

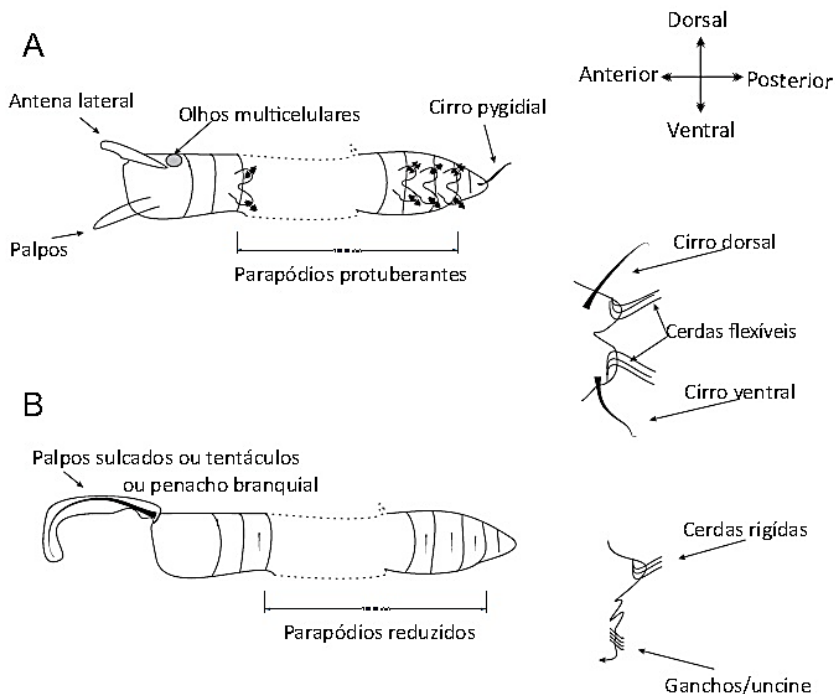


Figura 4. Representação esquemática de um poliqueta errante (A) e sedentário (B) com suas principais características distintivas (adaptado de STRUCK ET AL. 2011a)

### 2.3 Espaço de nicho (gradiente de porosidade)

A construção do espaço de nicho com base na porosidade parte do princípio de que: (i) em um conjunto de amostras, nenhuma delas é exatamente igual a outra, apresentando uma variabilidade em torno de uma característica média; e que (ii) ao estabelecer inicialmente intervalos de variação de uma determinada variável, estes servirão como medidas centrais a partir das quais pode-se desvendar o gradiente de variação de todo o conjunto. Ou seja, ao estabelecermos o delineamento amostral hierárquico e balanceado a partir do reconhecimento visual de três áreas com tamanhos de grãos de sedimentos (tipos de substrato) diferenciados, estes podem ser usados para decompor o gradiente de porosidade, ou seja, espaço entre os grãos disponível para fauna.

Primeiramente as amostras foram distribuídas em 6 classes de porosidades (%) afim de obter um gradiente, que variou de 52% a 71% de porosidade do sedimento. Valores, próximos a 52 % de porosidade, constituem áreas de areias-finas, detentores de pequenas porosidades, enquanto que nos valores mais elevados encontramos areias-grossas e nódulos de rodolitos, detentores de maiores porosidades. Deste modo, o método de coleta em campo somente tendo em vista os tamanhos dos grãos de sedimento não possibilitou uma coleta equitativa em relação ao gradiente de porosidade ocasionando a concentração de amostras em classes intermediárias.

Como a finalidade é a modelagem da distribuição das densidades das espécies no gradiente de porosidade, as densidades foram padronizadas pela representatividade de cada classe de porosidade efetivamente amostrada. Somente desta forma as densidades de espécies entre as diferentes porosidades encontrados são comparáveis, uma vez que a densidade é diretamente dependente do esforço amostral. Desta forma, uso do espaço pelas diferentes associações de espécies de poliquetas foi avaliado usando o índice Alpha de Manly (MANLY ET AL. 1972). Esta medida tem como base um modelo estocástico simples envolvendo a probabilidade de encontrar um determinado espaço e a probabilidade de ocorrência da espécie nesse mesmo espaço. Em outras palavras, avalia-se a proporção de espécies dentro de uma amostra pertencente a uma dada classe de porosidade, relativo a probabilidade de cada espécie estar associada com aquela classe sob condições ao acaso, e é calculada como:

$$\alpha = \frac{\frac{f_r}{g_r}}{\sum_{j=1}^{nR} \frac{f_j}{g_j}} \quad (2)$$

Onde,  $\alpha$  é o índice Alpha de Manly avaliado separadamente para cada classe de porosidade (de 1 até  $n$ ) em cada amostra variando de 0 a 1.  $f_r$  é a proporção da densidade de uma determinada espécie de poliqueta em uma dada classe de porosidade ( $r$ ), sendo que existem  $nR$  tipos de habitats no local, e  $f_j$  corresponde a proporção de todas as outras espécies de poliqueta na mesma classe de porosidade.  $g_r$  é a proporção de cada classe de porosidade efetivamente amostrada no conjunto total de amostras sendo  $g_j$  a porcentagem do conjunto total de amostras.

## 2.4 Modelos de distribuição de densidade

O uso do espaço de nicho pelas espécies foi expresso por meio de funções de densidade de probabilidade, uma vez que estas integram as distribuições das espécies ao conceito Hutchinsoniano de nicho (HUTCHINSON 1957; BLONDER ET AL. 2014; CARMONA ET AL. 2016). Neste sentido, os estimadores de densidade podem representar o volume no hiperespaço multidimensional dentro do qual as espécies mantêm populações viáveis, independente ou não uma das outras. O estimador de densidade usado foi o estimador de Kernel (SILVERMAN 1986), que fornece uma curva contínua, suave, flexível e não paramétrica definida para todo o espaço funcional. Os modelos produzidos por função de densidade de probabilidade não seguem distribuição normal ou outra forma particular de distribuição, consideram as lacunas no volume funcional, são menos sensíveis a outliers e integram 1 (MOUILLOT ET AL. 2005) (Figura 5).

A escolha da largura das bandas (*bandwidth*) quando usando função de densidade de probabilidade é uma questão crítica. Quando a largura das bandas é muito grande, a curva resultante é bastante suave, com relativa baixa variância mas elevado viés, podendo ocultar uma natureza bimodal da distribuição. Por outro lado, quando a largura das bandas é muito pequena, esta produz uma curva com menor viés, porém maior variância (STINE & HEYSE 2001). A largura de banda utilizada foi calculada considerando o desvio padrão dos dados e o tamanho da amostra (SILVERMAN 1986):

$$h = 0.9 A n^{-1/5} \quad (3)$$

onde,  $h$  é a largura da banda do estimador de densidade Gaussiano de kernel,  $A$  é o menor valor entre o desvio padrão ou a variação do interquartil dos dados dividido por 1.34 e  $n$  é o tamanho da amostra elevada a potência de menos um quinto.

Do total de espécies encontradas, espécies com densidade igual a 1 e que produziram modelos de distribuição com *bandwidth* acima de 30 foram consideradas inapropriadas e retiradas previamente às análises, conservando-se 26 espécies errantes e 28 espécies sedentários (Anexo 2 e 3).



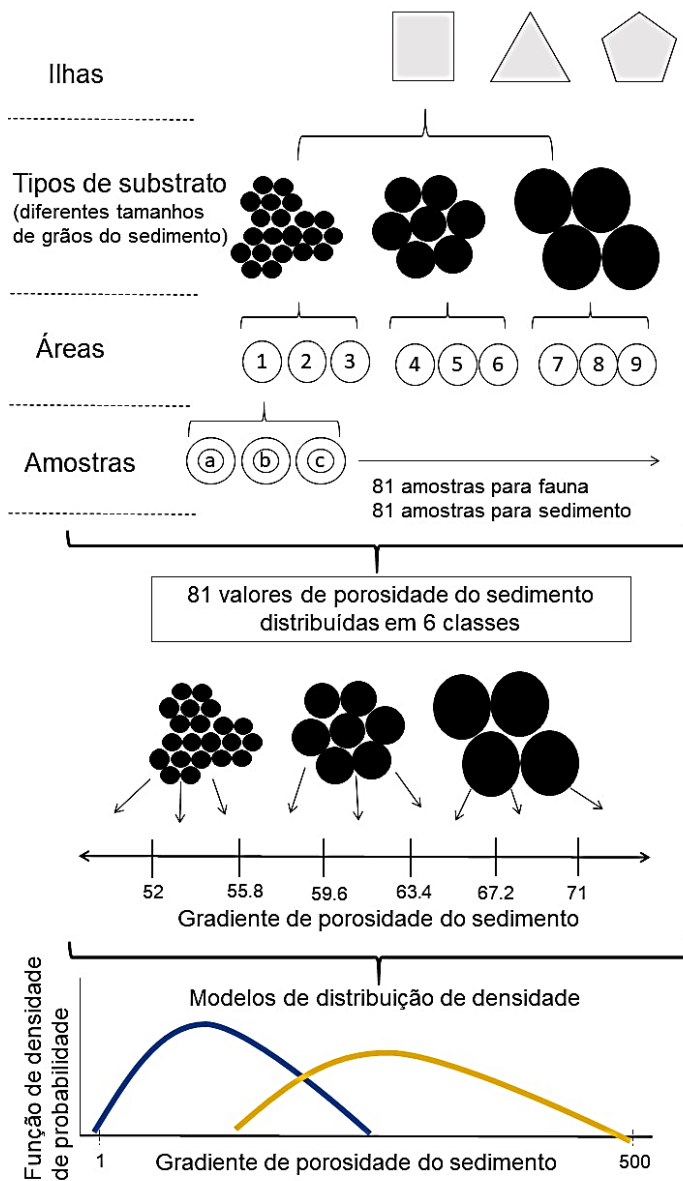


Figura 5. Esquema representativo do delineamento amostral, construção do espaço de nicho (gradiente de porosidade) e modelos de distribuição de densidade.

Primeiramente, os modelos de distribuição das densidades foram avaliados separadamente para cada espécie dentro de cada associação de poliquetas (errantes e sedentários). Num segundo momento, as somas das densidades das espécies errantes e das espécies sedentárias foram utilizadas para construir modelos de distribuição para cada associação. Por fim, os modelos de densidades das espécies e das associações foram multiplicados pelas densidades relativas (das espécies ou associações) em cada ilha separadamente. Assim, foi possível verificar se há complementariedade na distribuição das densidades das associações de espécies entre as comunidades habitando o entorno das ilhas.

O uso do recurso pelas espécies dentro de um mesmo grupo e entre as associações de espécies de poliquetas foi avaliado a partir da sobreposição de nicho (NO) e da dissimilaridade beta ( $\beta_o$ ). Todas as análises seguem o teorema da soma de probabilidades com eventos não mutuamente exclusivos e compararam as distribuições de densidades entre pares de espécies e entre as associações. Embora as funções de densidade de probabilidade sejam contínuas, para realizar operações é mais prático dividir o espaço funcional ( $t$ ) em um grande número de células igualmente espaçadas (hipervolume  $V$ ) e estimar o valor da função em cada célula ( $f_{cel}(x)$ ):

$$\sum f_{cel}(x) V = 1 \quad (4)$$

Nestes casos, o volume sobreposto das duas funções de densidade corresponde à sobreposição de nicho ( $NO_{Kt}$ ), que é estimada pelo mínimo dos dois volumes (MOUILLOT ET AL. 2005; GEANGE ET AL. 2011):

$$NO_{Kt}(i,j) = \int \min(f_{it}(x), f_{jt}(x)) dx \quad (5)$$

onde,  $f_{it}$  e  $f_{jt}$  são as funções de densidade de kernel para as espécies ou associações  $i$  e  $j$  no espaço de nicho  $t$ .  $NO_{Kt}(i,j)$  tende a 0 quando as duas distribuições não se juntam e a 1 quando elas são completamente similares. Como a estimativa da sobreposição de nicho já considera a distribuição conjunta das duas funções, o volume não sobreposto em ambas as funções corresponde a dissimilaridade beta ( $\beta_o = 1 - NO$ ). No entanto,  $\beta_o$  pode ser decomposta em dois componentes complementares (CARMONA ET AL. 2016) (Figura 6). O primeiro é devido a porção do volume funcional total que é exclusivamente, ou unicamente (U), ocupado por uma função mas não pela outra:

$$U = (2 \min (Uf_{ii}(x), Uf_{ji}(x))) / (Nf_{ii}(x) + Nf_{ji}(x) + 2 \min (Uf_{ii}(x), Uf_{ji}(x))) \quad (6)$$

O segundo é devido a dissimilaridade nas abundâncias relativas aninhadas (N), ou seja, o volume ocupado conjuntamente por ambas as funções, excluindo a sobreposição:

$$N = (Nf_{ii}(x) + Nf_{ji}(x)) / (Nf_{ii}(x) + Nf_{ji}(x) + 2 \min (Uf_{ii}(x), Uf_{ji}(x))) \quad (7)$$

Quando duas unidades ocupam diferentes partes do espaço funcional, U representará a maior proporção da dissimilaridade beta. Por outro lado, quando as unidades partilham o mesmo espaço funcional, N se aproximará de 1 (CARMONA ET AL. 2016).

$$NO = \int \min (f_{it}(x), f_{jt}(x)) dx$$

$$\beta_O = 1 - NO$$

$$U = (2 \min (Uf_{it}(x), Uf_{jt}(x))) / (Nf_{it}(x) + Nf_{jt}(x) + 2 \min (Uf_{it}(x), Uf_{jt}(x)))$$

$$N = (Nf_{it}(x) + Nf_{jt}(x)) / (Nf_{it}(x) + Nf_{jt}(x) + 2 \min (Uf_{it}(x), Uf_{jt}(x)))$$

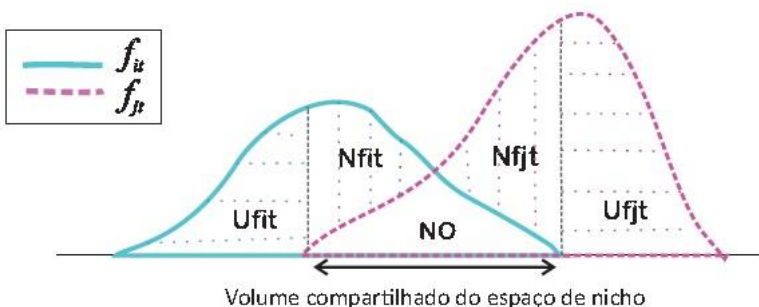


Figura 6. Representação da decomposição da dissimilaridade beta ( $\beta_O$ ) em seus componentes complementares, aninhados (N) e únicos (U). Cada curva representa a função de densidade de probabilidade de uma espécie, ou associação, no espaço de nicho. A sobreposição de nicho (NO) corresponde ao volume em comum entre as duas funções de densidade de kernel ( $f_{ii}$  e  $f_{ji}$ ). (adaptado de CARMONA ET AL. 2016)

Adicionalmente, foi estimada a redundância funcional média (FRed) de cada associação de poliqueta em cada ilha. O valor é dado pelo número de espécies ( $S$ ) que ocupa cada porção (célula) do espaço funcional, ponderado pelo valor da função de densidade naquele espaço (CARMONA ET AL. 2016). Com a subtração de 1, FRed representa o número médio de espécies que pode ser removido da comunidade sem que haja redução do seu volume funcional, ou seja, sem a perda de células ocupadas do grid:

$$\text{FRed} = (\sum S_{cel} f_{cel}(x)) - 1 \quad (8)$$

Após o cálculo do FRed os dados foram transformados em porcentagem levando em conta o número de espécies ( $S$ ) presente em cada comunidade / ilha.

As análises de modelo nulo para a sobreposição de nicho, dissimilaridade beta e componentes da dissimilaridade foram realizadas a partir de 1000 aleatorizações das abundâncias das espécies (GOTELLI & GRAVES 1996). Os testes avaliaram a significância das diferenças para frequências observadas serem iguais ( $P_{OBS} = SIM$ ), maiores ( $P_{OBS} > SIM$ ) e menores ( $P_{OBS} < SIM$ ) que as frequências esperadas. Todas as análises foram realizadas na plataforma R (R CORE TEAM 2016).

### 3 RESULTADOS

Foram identificadas 41 espécies de poliquetas, em 5.697 indivíduos, pertencentes à associação de poliquetas errantes, cujas espécies mais abundantes foram *Eusyllis kupfferi* (Syllidae) em aproximadamente 20% do total de indivíduos errantes, *Exogone arenosa* (Syllidae) em 17%, *Syllis cornuta* (Syllidae) em 16%, *Nicidion insularis* (Eunicidae) em 15% e *Scoletoma atlântica* (Lumbrineridae) em 9%. Para a associação de poliquetas sedentários foram encontradas 37 espécies, de um total de 3.586 indivíduos, onde as mais representativas foram as espécies *Microspio pigmentata* (Spionidae) em 21% do total de indivíduos sedentários, *Caulleriella alata* (Cirratulidae) em 15%, *Armandia hossfeldi* (Opheliidae) em 13%, *Chone insularis* (Sabellidae) em 11% e *Sabellomma minuta* (Sabellidae) em 7%.

As funções de densidade de probabilidade entre as associações de espécies mostraram dois padrões diferentes de distribuição de abundâncias ao longo do gradiente de porosidade. Os poliquetas errantes apresentaram preferência por maiores porosidades, enquanto que os poliquetas sedentários tenderam a uma distribuição mais uniforme ao longo do gradiente de porosidade (Figura 7). Os testes por modelos nulos demonstraram a não aleatoriedade na distribuição das abundâncias com relação a sobreposição de nicho ( $P_{OBS} = SIM < 0,05$ ), dissimilaridade beta e seus componentes exclusivos e aninhados ( $P_{OBS} = SIM < 0,05$ ), tanto entre associações (Tabela 1; Figura 7) como entre espécies dentro de cada associação (Tabela 1; Figura 8). A sobreposição de nicho entre associações foi elevada (0,75), porém com frequências de valores observados significativamente menores do que o esperado ao acaso. Consequentemente, a dissimilaridade beta foi baixa (0,25) e com frequências de valores observados significativamente maiores do que o esperado ao acaso.

Em contraposição ao resultado encontrado entre associações, as sobreposições de nicho entre espécies dentro de cada associação foram baixas (0,48-0,43) e com frequências de valores observados significativamente menores do que o esperado ao acaso. Por conseguinte, as dissimilaridades betas entre espécies dentro de cada associação foram elevadas (0,52-0,57) e com frequência de valores observados significativamente maiores do que o esperado ao acaso. A contribuição do componente de dissimilaridade nas abundâncias relativas aninhadas foram marcadamente maiores ( $Ns > 0,70$ ) do que o componente exclusivo ( $Us < 0,29$ ), tanto entre as associações como entre espécies dentro de cada associação (Tabela 1).

Tabela 1. Resultados das análises de sobreposição de nicho (NO), dissimilaridade beta ( $\beta_o$ ), componentes da dissimilaridade beta (N e U) e modelos nulos referentes a cada análise entre as associações, errantes e sedentários, e entre espécies dentro de cada associação.

Análises	Entre associações (errantes x sedentários)	Entre espécies dentro da associação de poliquetas errantes	Entre espécies dentro de associação de poliquetas sedentários
NO OBS	0,755	0,477	0,428
P <sub>OBS</sub> < SIM	<b>0,001***</b>	<b>0,001***</b>	<b>0,001***</b>
P <sub>OBS</sub> = SIM	<b>0,001***</b>	<b>0,001***</b>	<b>0,001***</b>
P <sub>OBS</sub> > SIM	0,999	0,999	0,999
$\beta_o$ OBS	0,246	0,523	0,572
P <sub>OBS</sub> < SIM	0,999	0,999	0,999
P <sub>OBS</sub> = SIM	<b>0,001***</b>	<b>0,001***</b>	<b>0,001***</b>
P <sub>OBS</sub> > SIM	<b>0,001***</b>	<b>0,001***</b>	<b>0,001***</b>
N	1	0,708	0,716
P <sub>OBS</sub> < SIM	-	<b>0,001***</b>	<b>0,001***</b>
P <sub>OBS</sub> = SIM	-	<b>0,001***</b>	<b>0,001***</b>
P <sub>OBS</sub> > SIM	-	0,999	0,999
U	0	0,292	0,284
P <sub>OBS</sub> < SIM	-	0,999	0,999
P <sub>OBS</sub> = SIM	-	<b>0,001***</b>	<b>0,001***</b>
P <sub>OBS</sub> > SIM	-	<b>0,001***</b>	<b>0,001***</b>

Onde os valores observados são menores que os simulados (P<sub>OBS</sub> < SIM), valores iguais entre observado e simulados (P<sub>OBS</sub> = SIM) e valores observados são maiores que os valores simulados (P<sub>OBS</sub> > SIM). Foi considerada a significância \* $P < 0,05$ ; \*\* $P < 0,01$ ; \*\*\* $P < 0,001$ .

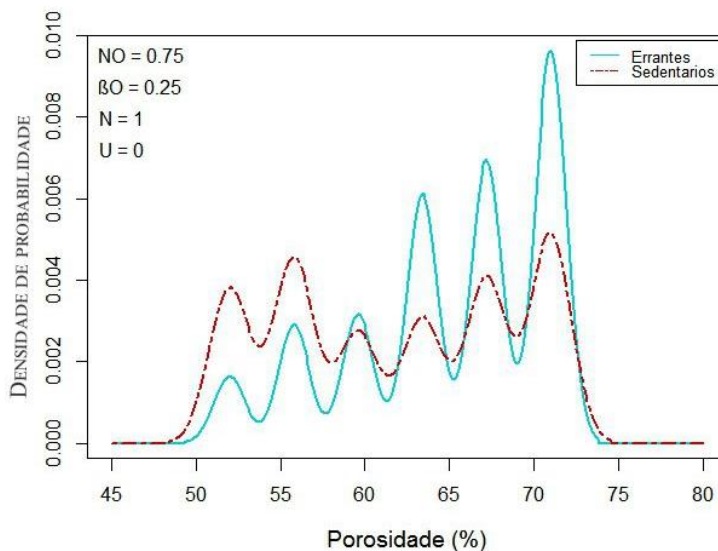


Figura 7. Funções de densidade de probabilidade das associações de poliquetas errantes e sedentários ao longo do gradiente de porosidade do sedimento.

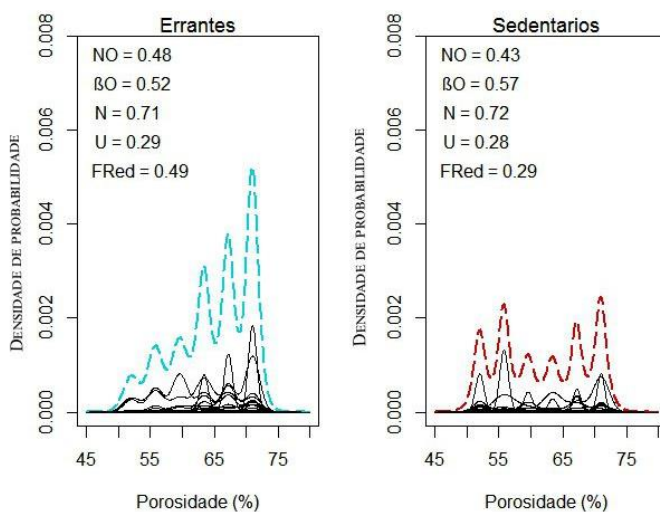


Figura 8. Funções de densidade de probabilidade das espécies, dentro das associações de poliquetas errantes e sedentários, ao longo do gradiente de porosidade do sedimento. As linhas pretas contínuas indicam as distribuições das espécies ao longo do gradiente.

A porcentagem de redundância funcional (FRed) foram elevadas entre espécies de ambas as associações, entretanto o FRed foi maior para os errantes (0.49) do que para os sedentários (0.29) (Tabela 2). Para as comunidades habitando o entorno das três ilhas, observamos que existe uma relação inversamente proporcional entre as densidades das associações de poliquetas errantes e sedentários, ou seja, a medida que a densidade da associação errante aumenta, a densidade da associação sedentária diminui (Figura 9 e 10). A porcentagem de redundância funcional (FRed) seguiu o mesmo padrão geral entre as ilhas, apresentando sempre maior FRed para a associação de poliquetas errantes do que para sedentários (Tabela 2).

Tabela 2. Valores de redundância funcional para as associações de poliquetas errantes e sedentários ao longo do gradiente de porosidade (%) para o modelo geral e para as comunidades (Ilhas)

	Redundância Funcional (FRed)	Número de espécies (S)	FRed (%)
Geral			
Errantes	12,70	26	<b>0,49</b>
Sedentários	8,01	28	<b>0,29</b>
Ilha do Arvoredo			
Errantes	9,05	22	<b>0,41</b>
Sedentários	10,15	28	<b>0,36</b>
Ilha Deserta			
Errantes	11,76	23	<b>0,51</b>
Sedentários	7,50	27	<b>0,28</b>
Ilha das Galés			
Errantes	14,14	25	<b>0,57</b>
Sedentários	5,91	25	<b>0,24</b>



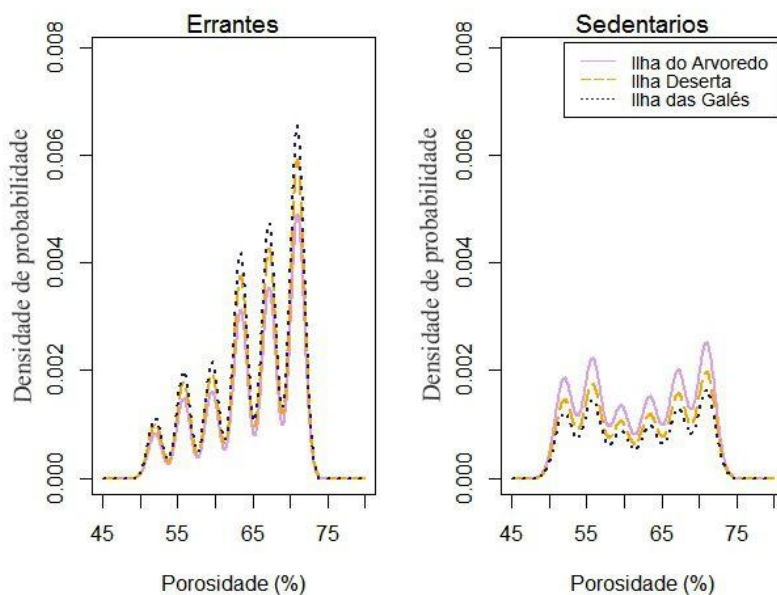


Figura 9. Funções de densidade de probabilidade das associações de poliquetas errantes e sedentários ao longo do gradiente de porosidade do sedimento nas três comunidades de estudo.

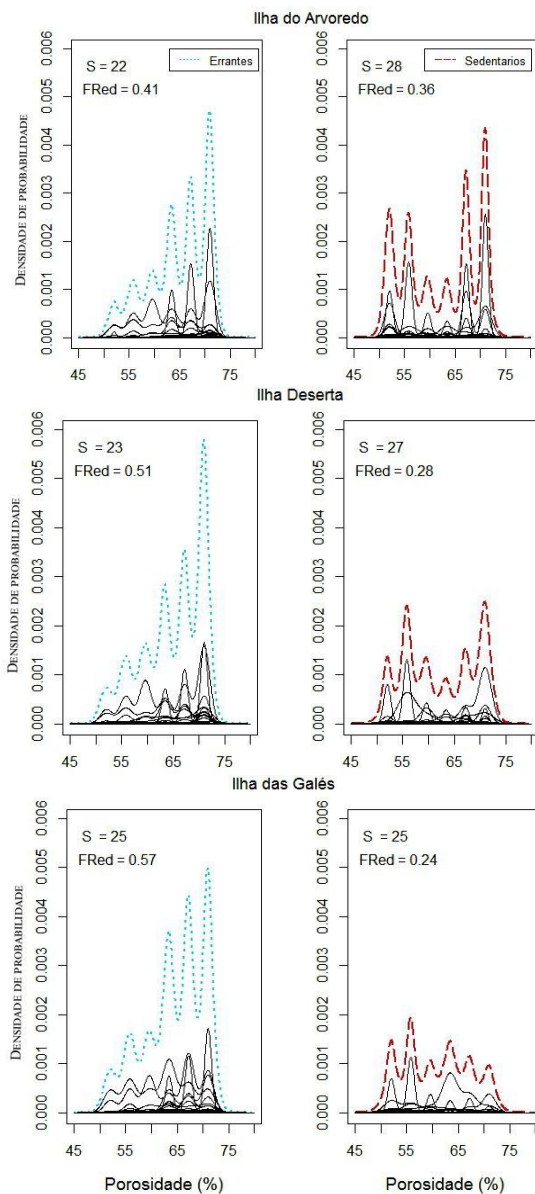


Figura 10. Funções de probabilidade de densidade com as distribuições das espécies errantes e sedentárias ao longo do gradiente de estudo, riqueza de espécies e redundância funcional em cada comunidade de estudo ( $S$  = riqueza de espécies; FRed = redundância funcional)

## 4 DISCUSSÃO

As associações de poliquetas errantes e sedentários de fundos sedimentares próximo a ilhas costeiras coexistem ao longo de todo o gradiente de porosidade, diferindo essencialmente quando a suas densidades. Isso é possível pois as associações utilizam o recurso “espaço” que habitam, “espaço” este correpondente ao espaço vago na matriz sedimentar, por estratégias diferenciadas. Essa diferenciação no uso do recurso decorre dos distintos modos de vida e história evolutiva de cada associação, permitindo a coexistência de ambas no mesmo recurso. Por outro lado, as espécies com semelhante modo de vida especializam-se ao longo do gradiente de recurso refletindo na distribuição das associações.

A alta sobreposição de nicho e baixa dissimilaridade beta entre associações, demonstra o alto grau de compartilhamento de recursos entre a associação de poliquetas errantes e sedentários, isto é, existem representantes de ambas associações em todas as classes de porosidade do estudo. Co-ocorrência possível devido a diferença em relação às preferências de cada associação por camadas diferentes da coluna vertical do sedimento. Os errantes, capazes de elevada mobilidade, demonstraram um padrão de preferência por sedimentos com maiores porosidades, enquanto que poliquetas sedentários, apresentaram distribuição relativamente uniforme ao longo de todo o gradiente, não demonstrando preferência por sedimentos com diferentes graus de porosidade.

A sobreposição de nicho ser menor do que o esperado ao acaso, entre associações, indica que apesar das associações estarem compartilhando o mesmo recurso, essa sobreposição deveria ser ainda maior. Esse resultado deve-se às características locais presentes em decorrência do filtro ambiental. Dessa maneira, o uso do recurso pelas associações ocorre de forma diferenciada na matriz sedimentar, colaborando para uma subdivisão do recurso, inicialmente considerado único. Essa subdivisão possivelmente está relacionada ao uso preferencial da coluna vertical do sedimento e pode ser explicado por diferenças na motilidade dos organismos.

Para os poliquetas a motilidade, ou sua limitação, está intimamente relacionada ao seu modo de alimentação (FAUCHALD & JURNARS 1979), implicando em preferências de ocupação na coluna vertical da matriz sedimentar. Neste contexto, os errantes são cavadores móveis essencialmente macrófagos, herbívoros ou carnívoros, ou ainda onívoros (JUMARS ET AL. 2015) e são capazes de construir sistemas

de galerias nas diversas camadas dos sedimentos na busca por alimento (MEADOWS ET AL. 2012). Como sedimentos dotados de maiores porosidades tendem a possuir maiores quantidades de alimento, ou mesmo alimentos de maior tamanho, a preferência dos poliquetas errantes por porosidades maiores pode ser explicada pelo aumento nas chances destes organismos encontrarem alimento adequado. Por outro lado, o modo de vida sedentário e suas adaptações a essa vida restringe sua mobilidade aos tubos e os compelem a manter-se, grande parte de sua vida, próximo aos primeiros centímetros do sedimento (FLINT & RABALAIS 1980) para alimentar-se. Por serem micrófagos seletivos, os sedentários, possuem apêndices elaborados ou longos palpos anteriores que possibilitam a alimentação de partículas em suspensão na interface água-substrato ou de depósitos em superfície (FAUCHALD & JUMARS 1979, DAUER ET AL. 1981). Assim sendo, as características da matriz sedimentar existente próximo às ilhas costeiras possibilitam a ocorrência dos sedentários ao longo de todo o espaço de nicho pela disponibilização e acesso irrestrito ao alimento depositado ou suspenso e pelo fornecimento, também irrestrito, de material para a construção do tubo onde os sedentários vivem. Desta forma, o uso preferencial da coluna vertical do sedimento possibilita a coexistência por meio da redução das interações competitivas entre associações e, possivelmente, o aumento da pressão de competição intra-associação.

Quando avaliamos os padrões de densidade das associações entre as comunidades habitando o entorno das distintas ilhas observamos que a comunidade detentora de maior densidade da associação de poliquetas errantes possui a menor densidade de sedentários e vice-versa. Essa relação demonstra uma complementaridade de nicho entre as associações de espécies relacionada à competição pelo espaço, pois quando a primeira aumenta sua densidade a densidade da segunda decresce. O resultado da competição depende das eficiências relativas com as quais os indivíduos exploram os recursos compartilhados. À medida que os recursos vão se tornando escassos, cada ato de consumo de um organismo torna o recurso menos disponível para os outros (MACARTHUR 1972).

Entre as espécies, dentro de cada associação, observamos a especialização e diferenciação de nicho. Neste caso, a complementariedade deve advir da competição por espaço entre espécies estreitamente relacionadas filogeneticamente e que utilizam o recurso de forma semelhante, ou seja, apresentem a mesma estratégia de uso. Ou seja, espécies sedentárias, que utilizam preferencialmente os primeiros centímetros da coluna vertical do sedimento durante sua

alimentação, competiriam mais entre si do que com poliquetas errantes, que utilizam diversas camadas da coluna vertical do sedimento durante sua alimentação. Da mesma forma, pela maneira de uso do recurso, poliquetas errantes teriam maiores chances de competir entre si do que com poliquetas sedentários. A elevada dissimilaridade beta, dada pela diferença em relação às abundâncias relativas aninhadas das espécies, indica que a competição entre espécies resultou na distinção do desempenho das mesmas ao longo do gradiente de porosidade.

Diante disso, as variações nos desempenhos das espécies de poliquetas dentro de cada associação pode ocorrer por diferentes mecanismos, entre eles: a preferência (*preempção*) e a plasticidade no uso de recursos. Primeiramente, a complementaridade pode ocorrer por meio da preferência (*preempção*) por nichos, na qual os concorrentes inferiores respondem à presença de um concorrente superior, alternando para um recurso alternativo menos usado (MAY & MACARTHUR 1972). Esse mecanismo é apoiado pela teoria que sugere que organismos generalistas podem mudar seu comportamento de forrageamento para capitalizar um recurso mais gratificante permitindo a coexistência com especialistas competitivamente superiores (ABRAMS 2006). Segundo, a plasticidade no uso de recursos pode aumentar a capacidade competitiva de determinados concorrentes (AERTS ET AL. 1991, CASPER & JACKSON 1997). Neste cenário onde a plasticidade domina, os competidores superiores apresentam uma plasticidade de uso de recursos elevada, enquanto os concorrentes inferiores são incapazes de alterar o seu uso de recursos (CASPER & JACKSON 1997). Essa plasticidade pode ser um mecanismo importante para a divisão de recursos, particularmente para espécies com padrões de uso de recursos semelhantes (ASHTON 2010).

A partir desses dois cenários, podemos supor que algumas espécies de poliquetas, dentro de cada associação, podem ser capazes de alterar seu nicho para um recurso menos usado, enquanto que outras podem apresentar uma maior plasticidade no uso de recursos. Espécies errantes competitivamente inferiores, podem ir em busca de locais onde a competição com outros errantes competitivamente superiores seja menor. Ademais, espécies errantes onívoras apresentam relativa versatilidade em relação as formas de alimentação podendo ser mais plásticas em relação ao uso de recursos. Espécies sedentárias, por sua vez, possuem uma diversidade de aparelhos de alimentação e de estruturas de fixação indicando uma versatilidade em distintas preferências em relação ao tamanho e composição das partículas de sedimento.

O fato do componente de substituição de espécies (PU) ser maior do que o acaso demonstrou que existe uma troca considerável de espécies ao longo do gradiente de porosidade refletindo diretamente na redundância funcional de espécies dentro das associações. Dessa forma, o número médio de espécies que podem ser retiradas sem que haja mudança na funcionalidade do ecossistema é de aproximadamente  $\frac{1}{2}$  para a associação de poliquetas errantes. Esse resultado elevado deu-se devido a distribuição dos poliquetas desta associação concentrar-se em sedimentos com maiores porosidades. Diferem, dessa forma, da associação de poliquetas sedentários que apresentam uma distribuição relativamente uniforme ao longo do gradiente e uma redundância funcional de cerca de  $\frac{1}{4}$  de espécies.

A teoria da redundância funcional traz que quando várias espécies desempenham funções semelhantes, a redundância funcional pode garantir contra a perda do funcionamento dos ecossistemas após um declínio na diversidade de espécies (GUILLEMOT ET AL. 2011, BELMAKER ET AL. 2013). Entretanto, apesar da redundância funcional geralmente ser definida em termos de similaridade de nicho, espécies com nichos similares podem ainda diferir na sua capacidade de explorar os recursos (LOREAU 1998). Além disso, estudos anteriores (ODUM 1953, MACARTHUR 1955, ELTON 1958, LOREAU 2000) indicam que a complexidade e a diversidade dos sistemas ecológicos contribuem para o aumento da resiliência e a resistência dos processos ecossistêmicos e diminui sua variabilidade, apontando para maior estabilidade do ecossistema.

Em síntese, conclui-se que as diferentes estratégias de uso da matriz sedimentar, derivadas do modo de vida errante e sedentário, explicam a coexistência entre associações de poliquetas e que a complementariedade de nicho, observada pelas variações no desempenho das espécies dentro de cada associação, ao longo do gradiente de porosidade do sedimento, evita a exclusão competitiva e auxilia na coexistência e diversidade de espécies. Este trabalho buscou explorar as relações animal-sedimento, alicerce para compreender o funcionamento dos organismos bênticos, empregando teorias ecológicas clássicas, presentes também em ecossistemas terrestres e comunidades vegetais, e que corroboram com trabalhos clássicos de organismos bentônicos.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAMS, P.A. The prerequisites for and likelihood of generalist specialist coexistence. **American Naturalist** 167: 329–342. 2006.
- ADLER, P.B.; HILLIS, J. & LEVINE, J.M. A niche for neutrality. **Ecology Letters** 10:95–104. 2007.
- AERTS, R.; BOOT, R.G.A. & VANDERAART, P.J.M. The relation between aboveground and belowground biomass allocation patterns and competitive ability. **Oecologia** 87: 551–559. 1991.
- AIKEN, C. M. & NAVARRETE, S.A. Coexistence of competitors in marine metacommunities: environmental variability, edge effects, and the dispersal niche. **Ecology** 95:2289–2302. 2014.
- AMARASEKARE, P.; HOOPES, M.; MOUQUET, N. & HOLYOAK, M. Mechanisms of coexistence in competitive metacommunities. **American Naturalist** 164:310–326. 2004.
- ANDERSON, M.J. Animal-sediment relationships re-visited: characterising species' distributions along an environmental gradient using canonical analysis and quantile regression splines. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** 366:16–27. 2008.
- ARNOLD, S. J. Morphology, performance, and fitness. **Amer. Zool.** 23:347–361. 1983.
- ASHTON, I.W.; MILLER, A.E.; BOWMAN, W.D. & SUDING, K.N. Niche complementarity due to plasticity in resource use: plant partitioning of chemical N forms. **Ecology**, 91:3252–3260. 2010.
- AVNIMELECH, Y.; RITVO, G.; MEIJER, L.E. & KOCHBA, M. Water content, organic carbon and dry bulk density in flooded sediments. **Aquacult. Eng.** 25:25–33. 2001.
- BELMAKER, J.; PARRAVICINI, V. & KULBICKI, M. Ecological traits and environmental affinity explain Red Sea fish introduction into the Mediterranean. **Glob Change Biol**, 19(5):1373–1382. 2013.

BLONDER, B.; LAMANNA, C.; VIOLLE, C. & ENQUIST, B.J.  
The  $n$ -dimensional hypervolume. **Global Ecology and Biogeography**,  
23:595–609. 2014.

BOCK, M.J. & MAYER, L.M. Digestive plasticity of the marine  
benthic omnivore *Nereis virens*. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** 240:77–92.  
1999.

BRADY, N.C. **The Nature and Properties of Soils**, 9. Macmillan  
Publishing Co., New York, p. 750. 1984.

BRIGGS, C.J.; NISBET, R.M. & MURDOCH, W.W. Coexistence of  
competing parasitoids on a host with variable life cycle. **Theoretical  
Population Biology**, 44: 341-373. 1993.

CAPEL, K.C.C.; SEGAL, B.; BERTUOL, P. & LINDNER, A. Corallolith  
beds at the edge of the tropical South Atlantic. **Coral Reefs** 31: 75.2012.

CARMONA, C.P.; DE BELLO, F.; MASON, N.W.H. & LEPSN J.  
Traits without borders: integrating functional diversity across scales.  
**Trends Ecol. Evol.**, 31: 382–394. 2016.

CASPER, B.B. & JACKSON, R.B. Plant competition underground.  
**Annual Review of Ecology and Systematics** 28:545–570. 1997.

CHARRID, R.JR.. The holoplankton of the Santa Catarina coast,  
Southern Brazil. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences* 83(2):  
575–588. 2011.

CHESSON, P. L. & WARNER, R.R. Environmental variability  
promotes coexistence in lottery competitive systems. **American  
Naturalist** 117:923–943. 1981.

CHESSON, P. A need for niches? **Trends in Ecology & Evolution**, 6:  
26-28. 1991.

\_\_\_\_\_. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual  
Review of Ecology and Systematics**, 31: 343-366. 2000.



CONNELL, J.H. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. **The American Naturalist**, 122: 661-696. 1983.

DANIELSON, R.E. & SUTHERLAND, P.L. Porosity. In: Klute, A. (eds), *Methods of soil analysis, part 1, Physical and mineralogical methods*, **Am. Soc. Agr.**, Madison, Wisconsin, pp. 443–461. 1986.

DAUER, D.M.; MAYBURY, C.A. & EWING, R.M. Feeding behavior and general ecology of several spionid polychaetes from the Chesapeake Bay. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** 54:21–38. 1981.

DE QUATREFAGES, A.M. **Histoire Naturelle des Annelides, Marine et d'Eau Douce. Annelides et Gephyriens** Vol. 1. Librairie Encyclope'dique de Roret. 1866.

DORGAN, K.M.; JUMARS, P.A.; JOHNSON, B.; BOUDREAU, B.P. & LANDIS, E. Burrowing mechanics: burrow extension by crack propagation. **Nature** 433:475. 2005.

DORGAN, K.M.; ARWADE, S. & JUMARS, P.A. Worms as wedges: effects of sediment mechanics on burrowing behavior. **J. Mar. Res.** 66: 219–254. 2008.

DORGAN, K.M. The biomechanics of burrowing and boring. **J. Exp. Biol.** **218**: 176-183. 2015.

ELTON, C.S. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London. 1958.

FAUCHALD, K. & JUMARS, P.A. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. **Oceanography and Marine Biology Annual Review** 17: 193–248. 1979.

FAUVEL, P. Polyche`tes errantes. *Faune de France* 5:1–488. 1923.

\_\_\_\_\_. Polyche`tes se'dentaires. *Faune de France* 16:1–494. 1927.

FLINT, R.W. & RABALAIS, N.N. Polychaete Ecology and Niche Patterns: Texas Continental Shelf. **Marine Ecology Progress Series**, 3:193-202. 1980.

FLOETER, S.R.; GUIMARÃES, R.Z.P.; ROCHA, L.A.; FERREIRA, C.E.L.; RANGEL, C.A. & GASPARINI, J.L. Geographic variation in reef-fish assemblages along the Brazilian coast. **Global Ecology and Biogeography**, 10: 423–433. 2001.

GAUSE, G.F. **The Struggle for Existence**. Williams & Wilkins, Baltimore. 1934.

GEANGE, S. W.; PLEDGER, S.; BURNS, K. C. & SHIMA, J. S. (). A unified analysis of niche overlap incorporating data of different types. **Methods in Ecology and Evolution**, 2: 175–184. 2011.

GESTIS Substance Database [Internet]. IFA, Institute for Occupational Safety and Health of the German Social Accident Insurance. Disponível em:

<[http://gestisen.itrust.de/nxt/gateway.dll/gestis\\_en/001650.xml?f=templates\\$fn=default.htm\\$3.0](http://gestisen.itrust.de/nxt/gateway.dll/gestis_en/001650.xml?f=templates$fn=default.htm$3.0)> Acesso em: 03/01/2017

GHERARDI, D.F.M. Community structure and carbonate production of a temperate rhodolith bank from the Arvoredo Island, southern Brazil. **Brazilian Journal of Oceanography**, 52(3/4): 207-224. 2004.

GOTELLI, N.J. & GRAVES, G.R. **Null Models in Ecology**. Smithsonian Institution Press, Washington D.C. 1996.

GRAY, J.S. **The ecology of Marine Sediments**. An introduction to the structure and function of benthic communities. Cambridge University Press. 184p. 1981.

GUILLEMOT, N.; KULBICKI, M.; CHABANET, P. & VIGLIOLA, L. Functional redundancy patterns reveal non-random assembly rules in a species-rich marine assemblage. *PLoS ONE* 6(10): e26735. 2011.

HEWITT, J.E.; THRUSH, S.F. & DAYTON, P.K. Habitat variation, species diversity and ecological functioning in a marine system. **J Exp Mar Biol Ecol** 366: 116–122. 2008.

HOLT, R.D. Theoretical perspectives on resource pulses. **Ecology** 89:671–681. 2008.

HORTA, P.A. Macroalgas do infralitoral do sul e sudeste do Brasil: Taxonomia e Biogeografia. **Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo**, São Paulo, Brasil. 2000.

HORTA, P.A.; SALLES, J.P.; BOUZON, J.L.; SCHERNER, F.; CABRAL, D.Q. & BOUZON, Z. L. Composição e estrutura do fitobentos do infralitoral da Reserva Biológica Marinha do Arvoredo, Santa Catarina, Brasil – Implicações para conservação. **Oecologia Brasiliensis**, 12: 243-257. 2008.

HUGHES, R.N. **A functional biology of marine gastropod**. London, Croom Helm. 245p. 1986.

HUTCHINSON, G.E. **Concluding remarks**. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22, 415–427. 1957.

JUMARS, P.A.; DORGAN, K.M. & LINDSAY, S.M. Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. **Annual Review of Marine Science**. 7:497-520. 2015.

LANA, P.C. Padrões de distribuição geográfica dos poliquetas errantes (Annelida; Polychaeta) do estado do Paraná. **Ciência e Cultura**, 39: 1060–1063. 1987

LEIBOLD, M.A. & MCPEEK, M.A. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. **Ecology** 87:1399–1410. 2006.

LOREAU, M. Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 95:5632–5636. 1998.

\_\_\_\_\_. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. **Oikos** 91:3–17. 2000.

MACARTHUR, R.H. Fluctuations on animal populations and a measure of community estability. **Ecology**, 36: 533-536. 1955.

\_\_\_\_\_. **Geographical ecology**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 1972.

MANLY, B.F.J.; MILLER, P. & COOK, L.M. Analysis of a selective predation experiment. **The American Naturalist**, 106: 719–736. 1972.

MASON, N.W.H.; LANOISELEE, C.; MOUILLOT, D.; WILSON, J. B. & ARGILLIER, C. Does niche overlap control relative abundance in French lacustrine fish communities? A new method incorporating functional traits. **Journal of Animal Ecology**, 77: 661–669. 2008.

MASON, N. W.H.; DE BELLO, F.; DOLEŽAL, J. & LEPŠ, J. Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. **Journal of Ecology**, 99: 788–796. 2011.

MAY, R.M. & MACARTHUR, R.H. Niche overlap as a function of environmental variability. Proceedings of the **National Academy of Sciences USA** 69:1109–1113. 1972.

MAYER, L.M.; JUMARS, P.A.; BOCK, M.J.; VETTER, Y.A & SCHMIDT, J.L. Two roads to sparagmos: extracellular digestion of sedimentary food by bacterial inoculation versus deposit-feeding. In **Organism–Sediment Interactions**, ed. JY Aller, AS Woodin, RC Aller, pp. 335–47. 2001.

MCCALL, P.L & TEVESZ, J.S. **Animal-sediment relations: the biogenic alteration of sediments**, 2:3–52. Plenum Press, New York. 1982.

MCGILL, B.J.; ENQUIST, B.J.; WEIHER, E. & WESTOBY, M. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology & Evolution**, 21: 178–185. 2006.

MEADOWS, P.S.; MEADOWS, A. & MURRAY, J.M.H. Biological modifiers of marine benthic seascapes: their role as ecosystem engineers. **Geomorphology**, 157-58, pp. 31-48. 2012.

MOUILLOT, D.; STUBBS, W.; FAURE, M.; DUMAY, O.; TOMASINI, J.A.; WILSON, J.B. & CHI, T.D. Niche overlap estimates based on quantitative functional traits: a new family of non-parametric indices. **Oecologia**, 145:345–353. 2005.

NIMMO, J.R. Porosity and Pore Size Distribution, *in* Hillel, D., ed. Encyclopedia of Soils in the Environment: London, **Elsevier**, 3:295-303. 2004.

ODUM, E.P. **Fundamentals of Ecology**. Saunders, Philadelphia. 384p. 1953.

PAGLIOSA, P. R.; DORIA, J. G.; ALVES, G. F.; ALMEIDA, T. C. M. D.; LORENZI, L.; NETTO, S. A. & LANA P. D. C. Polychaetes From Santa Catarina State (Southern Brazil): Checklist And Remarks On Species Distribution. **Zootaxa** (Auckland. Print), 3486:1-49. 2012.

R DEVELOPMENT CORE TEAM R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<http://www.R-project.org>>. 2016.

REISE, K. Predator control in marine tidal sediments. In: Gibbs PE (ed) Proc 19th Eur Mar Biol Symp Plymouth. Cambridge University Press, Cambridge, p 311–322. 1985.

ROCHA, J.M.; MILLIMAN, J.D.; SANTANA, C.I. & VICALVI, M.A. Southern Brazil. In: **Contributions to Sedimentology**, Upper continental margin sedimentation off Brazil, Stuttgart,4:117-150. 1975.

SCHOENER, T.W. Resource partitioning in ecological communities. **Science**, **185**: 27-39. 1974.

SHAIN, D. H. **Annelids in Modern Biology**. Wiley. 2009.

SILVERMAN, B.W. **Density Estimation for Statistics Ad Data Analysis**. Chapman and Hall, London. 1986.

SILVERTOWN, J. Plant coexistence and the niche. **Trends in Ecology and Evolution** 19:605–611. 2004.

SNELGROVE, P.V & BUTMAN C.A. Animal sediment relationships revisited: cause vs effect. **Oceanogr Mar Biol Annu Rev** 32:111–177. 1994.

SOUZA, R.B. & ROBINSON, I.S. Lagrangian and satellite observations of the Brazilian Coastal Current. **Continental Shelf Research**, 24: 241-262. 2004.

STINE, R.A. & HEYSE, J.F. Non-parametric estimates of overlap. **Stat Med** 20:215–236. 2001.

STRUCK, T. H.; PAUL, C.; HILL, N.; HÖSEL, C.; KUBE, M.; LIEB, B.; MEYER, A.; TIEDEMANN, R.; PURSCHKE, G. & BLEIDORN, C. Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. **Nature** 471: 95-98. 2011.

THORSON, G. Modern aspects of marine level bottom animal communities. **J. Mar. Res.**, 14: 387-397. 1955.

TILMAN, D. **Resource competition and community structure**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 1982

\_\_\_\_\_. Competition, coexistence and biodiversity in spatially subdivided habitats. **Ecology**, 75:2-16. 1993.

VOLTERRA, V. Variazione e fluttuazione del numero d'individui in specie animali conviventi. **Mem. Accad. Nazionale Lincei**, 6(2): 31-113. 1926.

ZEMBRUSKI, S. **Geomorfologia da margem continental sul brasileira e das bacias oceânicas adjacentes**. tech. rep., Projeto REMAC, Rio de Janeiro. 1979.

**ANEXO A** – Densidades das espécies de poliquetas, em cada associação, em cada ilha e total (ind. 0,018 m<sup>2</sup>, n<sub>ilha</sub>=27, n<sub>total</sub>=81).  
(Ilha 1: ilha do Arvoredo; Ilha 2: ilha Deserta; Ilha 3: ilha das Gales)

Associação	Família	Espécie	Ilha 1	Ilha 2	Ilha 3	Dens. Total
Errantia	Amphinomidae	<i>Chloeia viridis</i> Schmarda, 1861	4	40	5	49
		<i>Linopherus ambigua</i> (Monro, 1933)	35	129	46	210
	Chrysopetalidae	<i>Bhawania obscura</i> (Grube, 1868)	3	15	23	41
	Dorvilleidae	<i>Pettiboneia sanmartini</i> Aguirrezabalaga & Ceberio, 2003	0	1	0	1
		<i>Protodorvillea kefersteini</i> (McIntosh, 1869)	0	4	0	4
		<i>Schistomeringos rudolphi</i> (Delle Chiaje, 1828)	13	9	3	25
	Eunicidae	<i>Eunice multicylindri</i> Shisko, 1981	11	14	41	64
		<i>Lysidice schmardae</i> (McIntosh, 1885)	51	129	113	293
		<i>Nicidion insularis</i> (Nogueira, Steiner & Amaral, 2001)	286	303	274	863
	Goniadidae	<i>Glycinde multicens</i> Müller in Grube, 1858	1	0	0	1
	Hesionidae	<i>Oxydromus pugettensis</i> (Johnson, 1901)	0	0	3	3
	Lumbrineridae	<i>Scoletoma atlantica</i> (Kinberg 1865)	15	120	350	485
		<i>Lumbrineris</i>				

Nephtyidae	<i>mucronata</i> Ehlers, 1908	2	7	1	10
	<i>Nephtys</i> sp.1 Cuvier, 1817	1	0	0	1
Nereididae	<i>Ceratonereis</i> <i>mirabilis</i> Kinberg, 1865	0	0	9	9
	<i>Gymnonereis</i> <i>crosslandi</i> (Monro, 1933)	7	12	6	25
Onuphiidae	<i>Namalycastis</i> <i>brevicornis</i> (Audouin & M. Edwards, 1833)	1	3	37	42
	<i>Perinereis</i> <i>cultrifera</i> (Grube, 1840)	0	0	2	2
Orbiniidae	<i>Diopatra cuprea</i> (Bosc, 1802)	0	14	5	19
	<i>Onuphis eremita</i> Audouin & Milne Edwards, 1833	1	0	0	1
Phyllodocidae	<i>Kinbergonuphis</i> <i>tenuis</i> (Hansen, 1882)	0	2	0	2
	<i>Mooreonuphis</i> <i>lineata</i> Lana, 1991	0	0	1	1
Phyllodocidae	<i>Scoloplos</i> ( <i>Leodamas</i> ) <i>rubra</i> (Webster 1879)	1	1	0	2
	<i>Hypereteone</i> <i>heteropoda</i> (Hartman, 1951)	0	1	0	1
Pilargidae	<i>Nereiphylla</i> <i>castanea</i> (Marenzeller, 1879)	8	87	7	102
	<i>Paranaitis</i> <i>speciosa</i> (Webster, 1879)	0	1	0	1
Pilargidae	<i>Phyllodoce</i> <i>mucosa</i> Oersted, 1843	10	51	4	65
	<i>Sigambra grubii</i> Müller in Grube,				



Sedentaria	Polynoidae	1858	0	6	1	7
		<i>Eunoe serrata</i>				
		Amaral & Nonato, 1985	8	23	22	53
	Pholoididae					
		<i>Pholoe minuta</i>				
		(Fabricius 1780)	3	3	2	8
	Sigalionidae					
		<i>Ehlersileanira</i>				
		<i>incisa</i> (Grube, 1878)	1	0	0	1
		<i>Fimbriosthenelais marianae</i>				
		Lana, 1991	2	0	2	4
		<i>Pelogenia kinbergi</i>				
		(Hansen, 1882)	0	1	0	1
		<i>Sigalion cirrifer</i>				
		Orensanz & Gianuca, 1974	6	1	0	7
Sedentaria	Syllidae					
		<i>Eusyllis kupfferi</i>				
		Langerhans, 1879	237	302	554	1093
		<i>Exogone arenosa</i> Perkins, 1980	259	420	312	991
		<i>Odontosyllis</i> sp.1 Claparède, 1862	0	2	0	2
		<i>Pionosyllis</i> sp. 1	10	46	16	72
		<i>Syllis cornuta</i> Rathke, 1843	237	466	196	899
		<i>Syllis hyalina</i> Grube, 1863	67	43	99	209
		<i>Typosyllis maculata</i>				
		Imajima, 1966	0	0	27	27
Sedentaria	Ampharetidae					
		<i>Amphicteis gunneri</i> (M. Sars, 1835)	1	0	0	1
	Capitellidae					
		<i>Heteromastus similis</i>				
		Southern, 1921	2	1	2	5
		<i>Mediomastus californiensis</i>				
		Hartman, 1944	4	0	8	12
		<i>Notomastus hemipodus</i>				

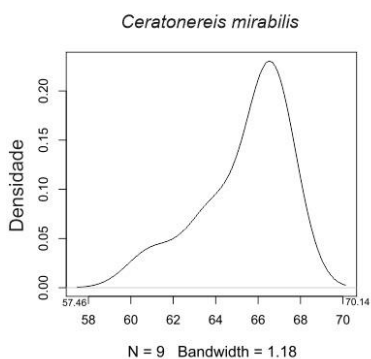
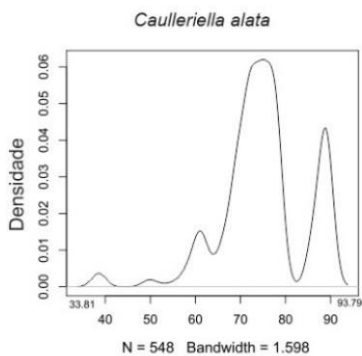
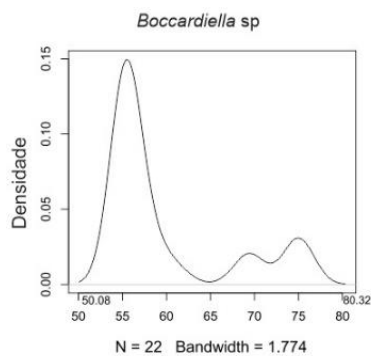
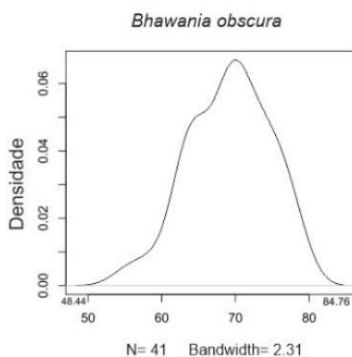
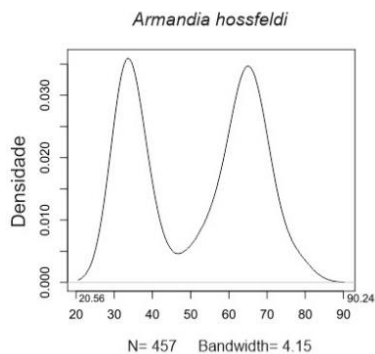
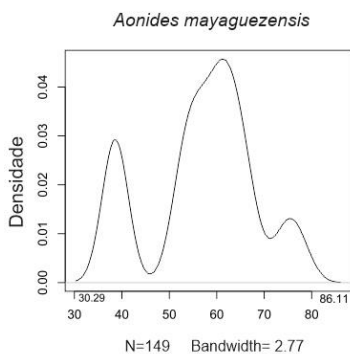
Cirratulidae	Hartman, 1947	0	1	0	1
	<i>Caulleriella alata</i> (Southern, 1914)	127	327	94	548
Cossuridae	<i>Kirkegaardia dorsobranchialis</i> (Kirkegaard, 1959)	10	70	3	83
	<i>Cossura candida</i> Hartman, 1955	1	0	0	1
Chaetopteridae	<i>Spiochaetopteruss costarum</i> (Claparède, 1869)	1	2	3	6
Opheliidae	<i>Armandia hossfeldi</i> Hartmann-Schröder, 1956	69	86	302	457
	<i>Ophelina alata</i> Elías, Bremec, Lana & Orensanz, 2003	2	0	0	2
	<i>Polyphthalmus</i> sp.1 Quatrefages, 1850	0	0	1	1
	<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaie, 1844	6	30	9	45
Sabellidae	<i>Chone insularis</i> (Nonato, 1981*)	64	262	64	390
	<i>Megalomma</i> sp.1 Johansson, 1926	0	0	1	1
	<i>Notaulax nudicollis</i> (Kröyer, 1856)	7	2	1	10
	<i>Pseudopotamilla reniformis</i> (Bruguere, 1798)	123	34	10	167
Serpulidae	<i>Sabellomma minuta</i> (Treadwell, 1941)	214	38	5	257
	<i>Hydroides</i>				

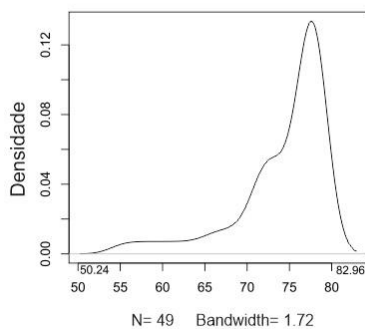
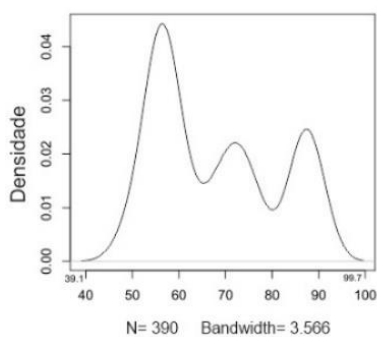
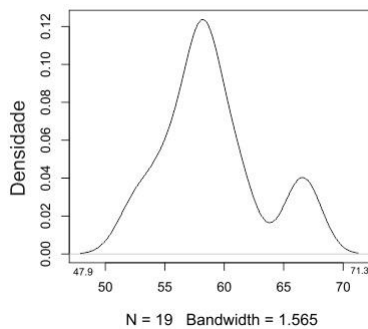
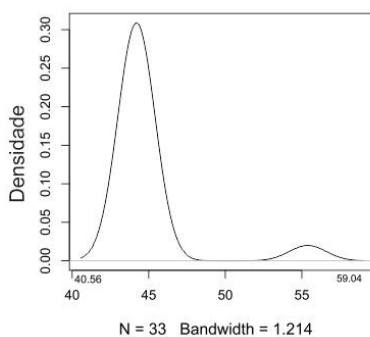
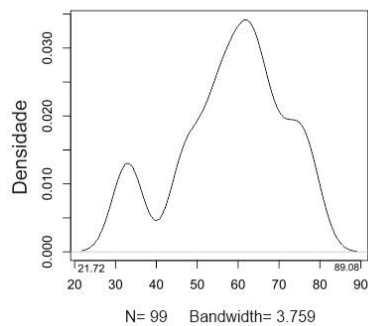
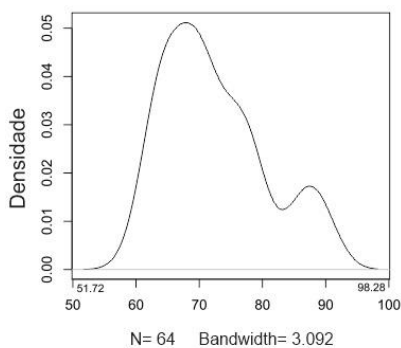
Spionidae	<i>plateni</i> (Kinberg, 1867)	1	1	0	2
	<i>Vermiliopsis</i> sp.1 Saint-Joseph, 1894	2	1	0	3
	<i>Aonides mayaguezensis</i> Foster, 1969	43	32	74	149
	<i>Boccardiella</i> sp.1 Blake & Kudenov, 1978	16	5	1	22
	<i>Dipolydora socialis</i> (Schmarda, 1861)	28	5	0	33
	<i>Dispio remanei</i> Friedrich, 1956	15	39	45	99
	<i>Laonice branchiata</i> Nonato, Bolívar & Lana, 1986	31	54	26	111
	<i>Microspio pigmentata</i> (Reish, 1959)	240	292	221	753
	<i>Paraprionospio pinnata</i> (Ehlers, 1901)	1	5	0	6
	<i>Prionospio ehlersi</i> Fauvel 1928	90	4	14	108
	<i>Scolecopsis gaucha</i> (Orensanz & Gianuca, 1974)	43	34	16	93
	<i>Scolecopsis goodbodyi</i> (Jones, 1962)	9	5	53	77
	<i>Spio pettiboneae</i> Foster, 1971	12	3	24	39
	<i>Spiophanes duplex</i> (Chamberlin, 1919)	12	32	10	54
	<i>Spiophanes kroeyeri</i> Grube, 1860	38	12	16	66
Terebellidae	<i>Lanice conchilega</i> (Pallas, 1766)	1	0	0	1
	<i>Loimia medusa</i>				

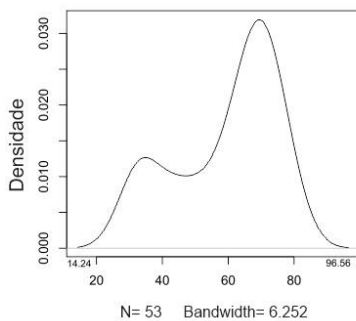
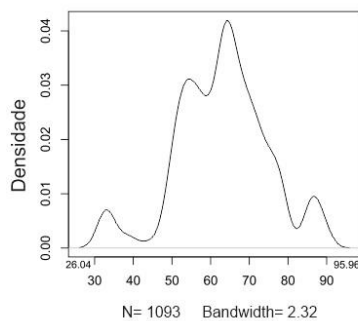
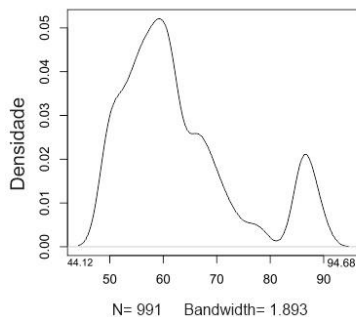
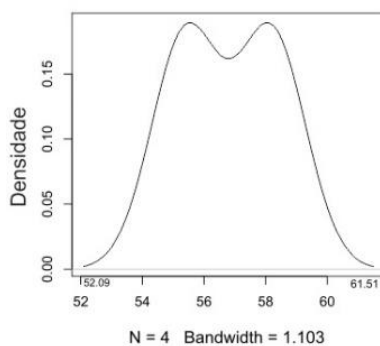
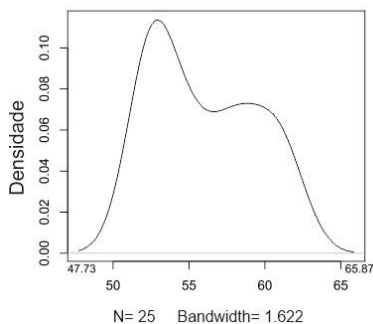
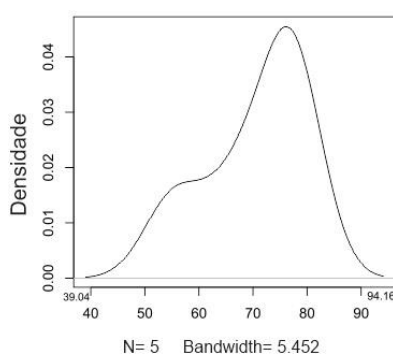
	(Savigny in Lamarck, 1818)	0	0	1	1
	<i>Pista corrientis</i>				
	McIntosh, 1885	3	1	3	7
	<i>Terebella</i> <i>pterochaeta</i>				
	(McIntosh, 1885)	1	4	3	8
	<i>Thelepus</i> <i>setosus</i>				
	(Quatrefages, 1866)	0	2	0	2
	<i>Streblosoma</i> sp1				
	Sars, 1872	2	0	0	2
Trichobranchidae					
	<i>Terebellides</i> <i>anguicomus</i>				
	Müller, 1858	6	2	4	2

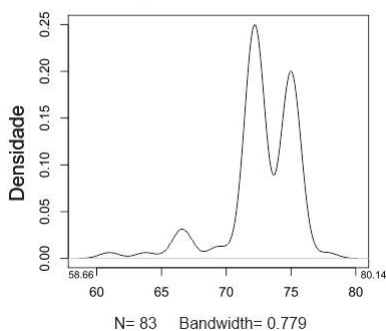
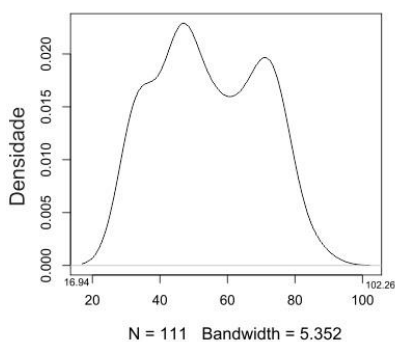
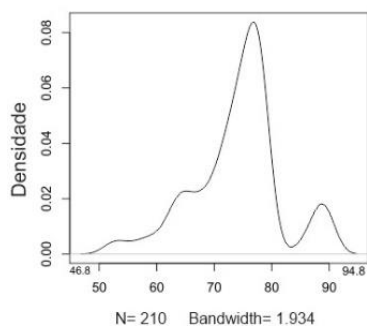
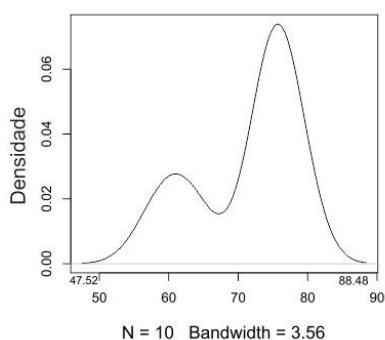
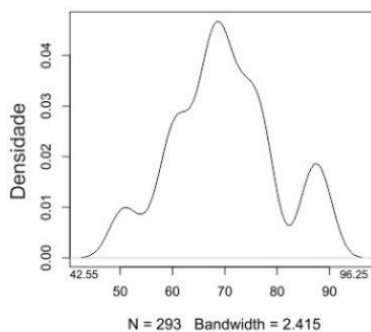
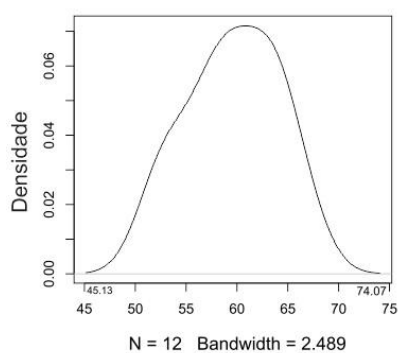
---

## ANEXO B – Modelos de distribuição de densidade de probabilidade de espécies aceitas para análises.

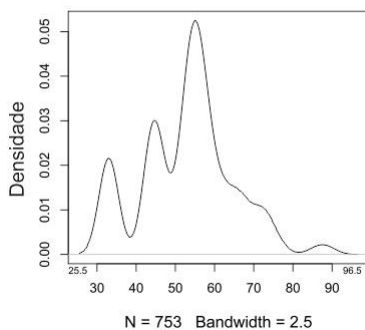
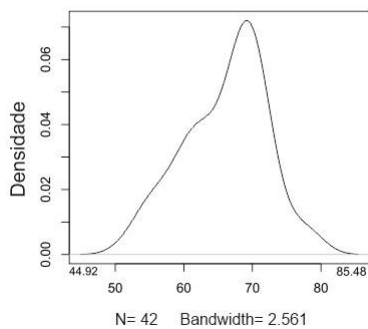
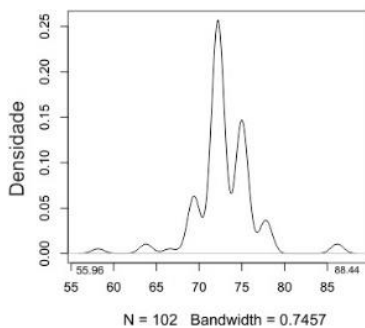
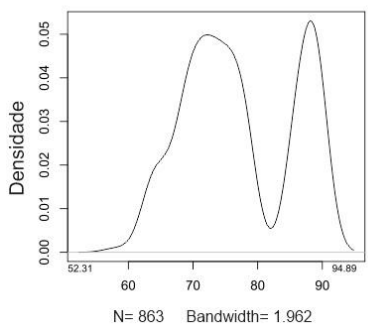
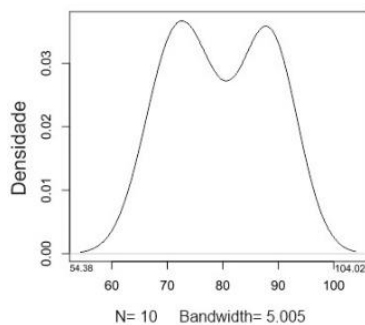
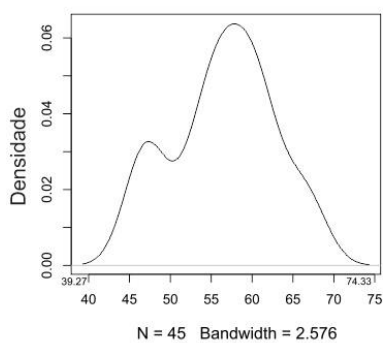


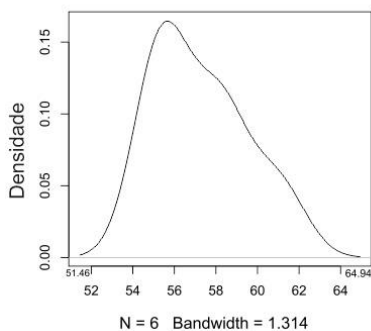
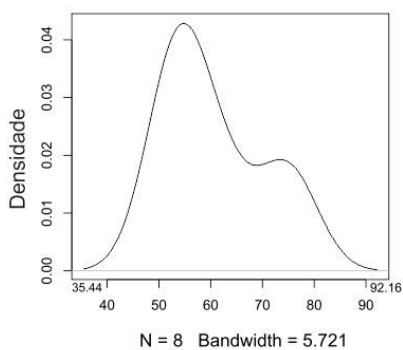
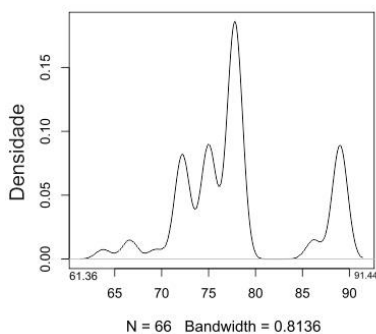
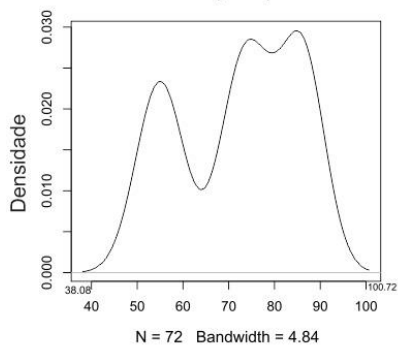
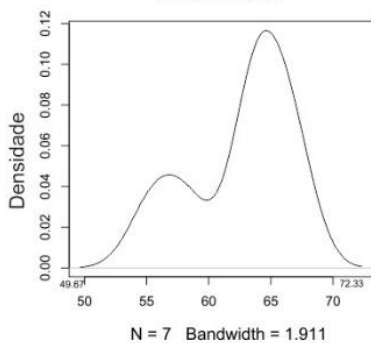
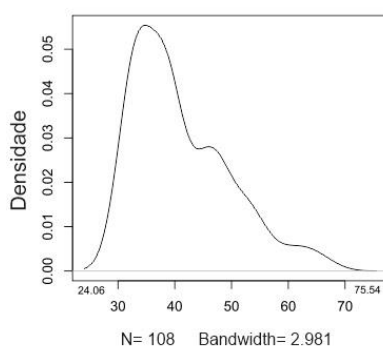
*Chloeia viridis**Chone insularis**Diopatra cuprea**Dipolydora socialis**Dispio remanei**Eunice multicylindri*

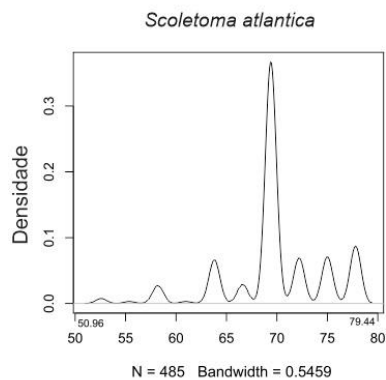
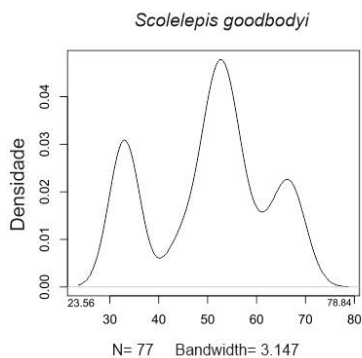
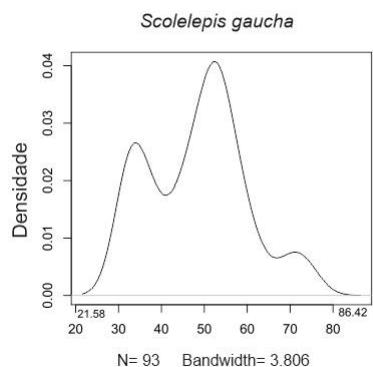
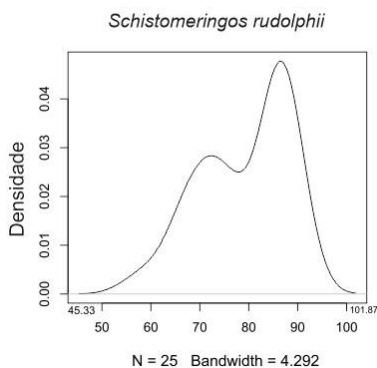
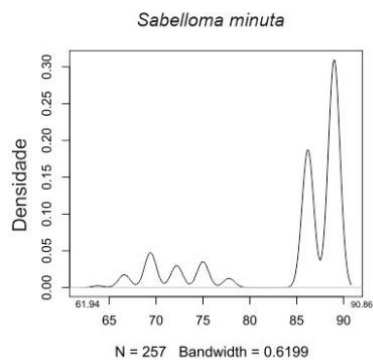
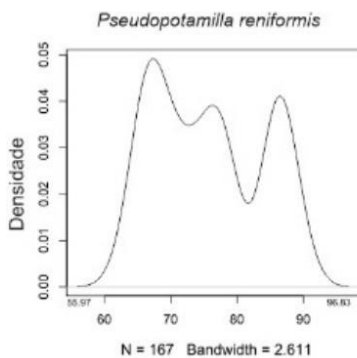
*Eunoe serrata**Eusyllis kupfferi**Exogone arenosa**Fimbristhenelais marianae**Gymnorenereis crosslandi**Heteromastus similis*

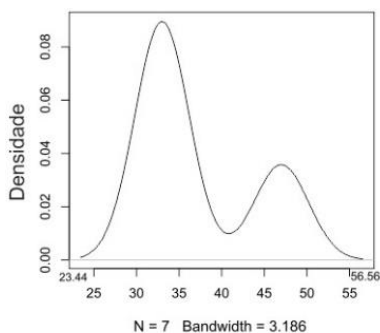
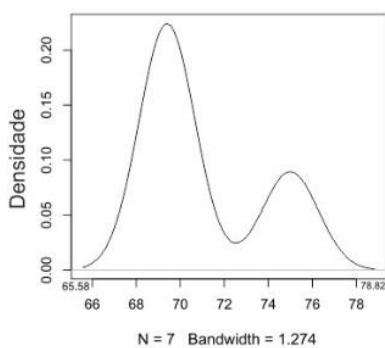
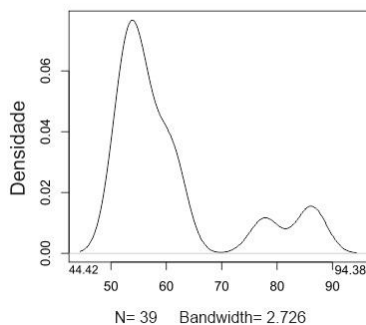
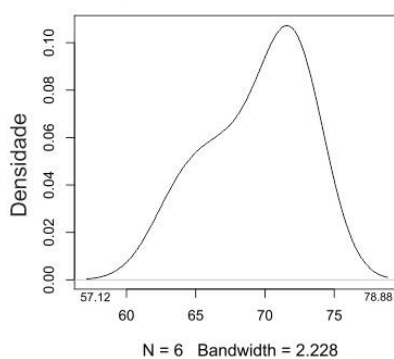
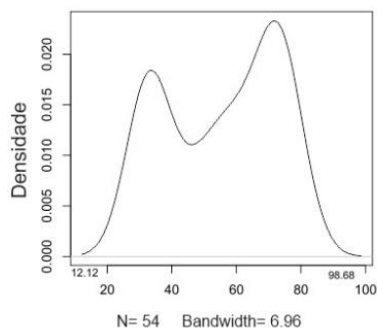
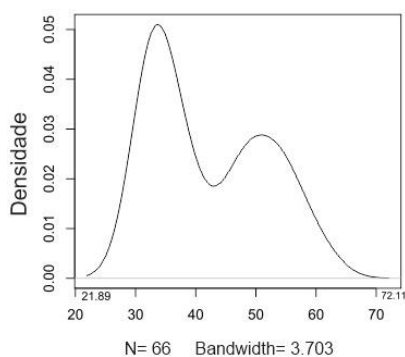
*Kirkegaardia dorsobranchialis**Laonice branchiata**Linopherus ambigua**Lumbrineris mucronata**Lysidice schmardeae**Mediomastus californiensis*

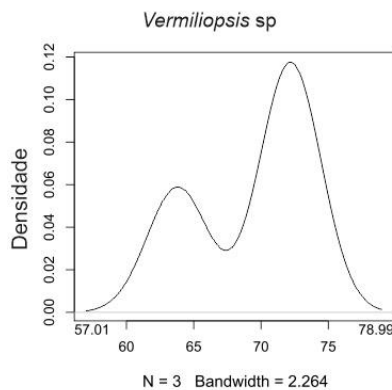
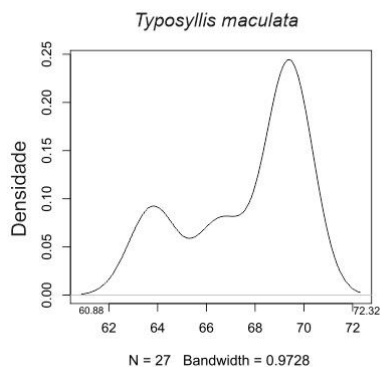
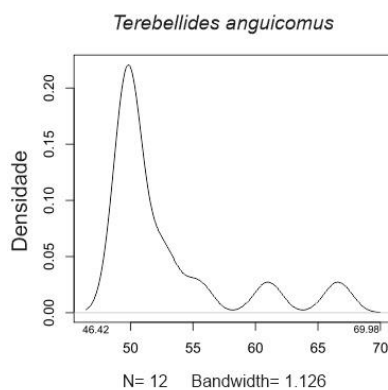
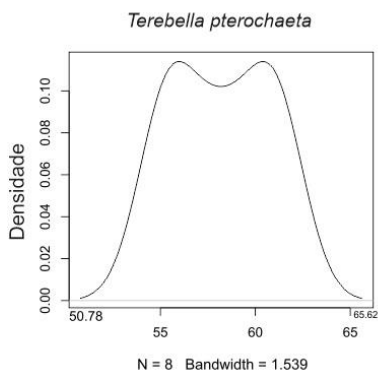
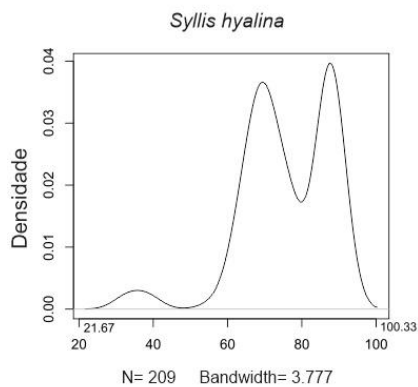
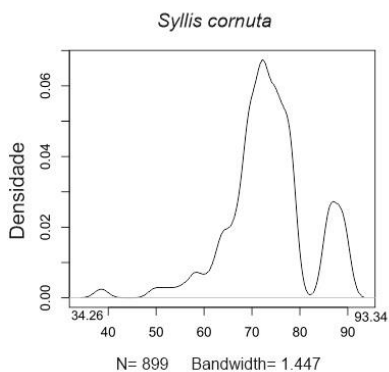


*Microspio pigmentata**Namalycastis brevicornis**Nereiphylla castanea**Nicidion insularis**Notaulax nudicollis**Owenia fusiformis*

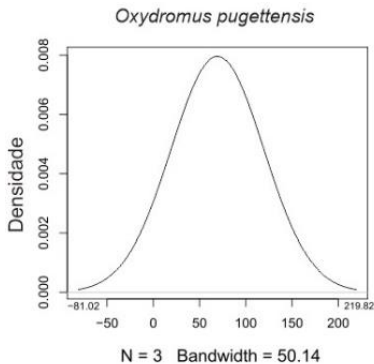
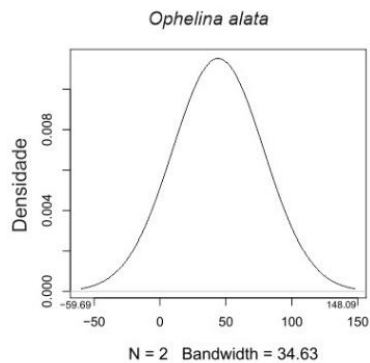
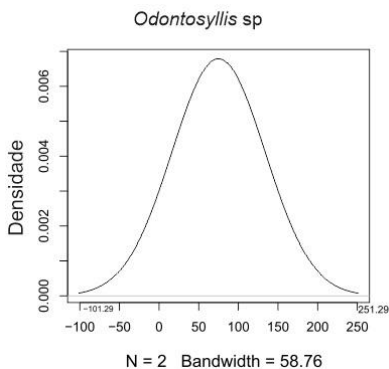
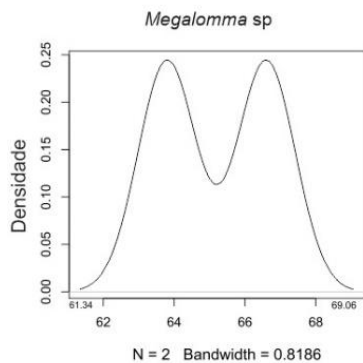
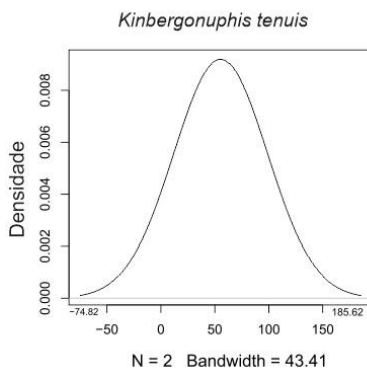
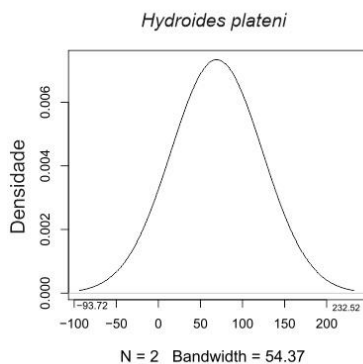
*Paraprionospio pinnata**Pholoe minuta**Phyllodoce mucosa**Pionosyllis sp**Pista corrientis**Prionospio ehlersi*

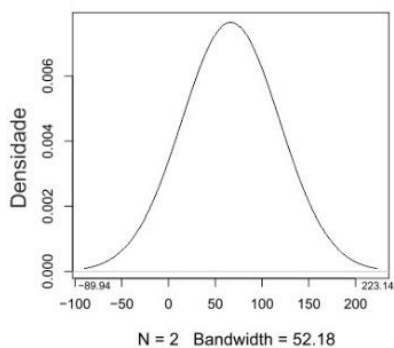
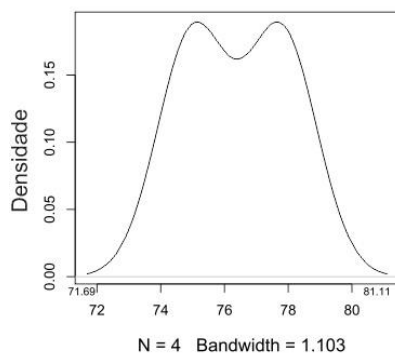
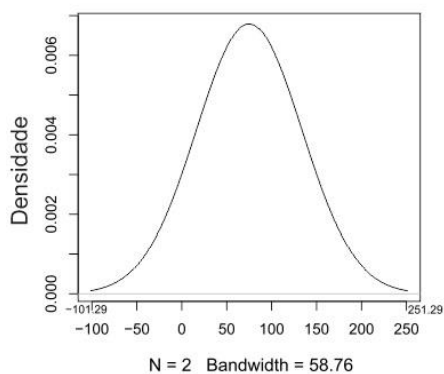
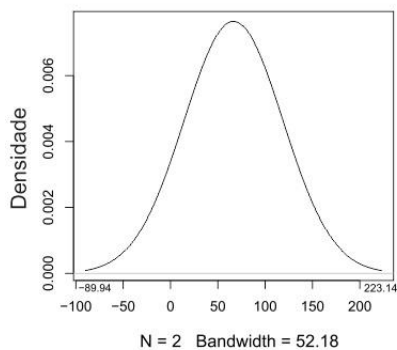


*Sigalion cirifer**Sigambra grubii**Spio pettiboneae**Spiochaetopterus costarun**Spiophanes duplex**Spiophanes kroeyeri*



**ANEXO C – Modelos de distribuição de densidade de probabilidade de espécies consideradas inadequadas e retiradas das análises.**



*Perinereis cultrifera**Protodorvillea kefersteini**Scoloplos rubra**Streblosoma sp**Thelepus setosus*